

تشريح النبات

الاعضاء

اليزابيث ج. كاتر

ترجمة محمد ميلود خليفة

2

بسم الله الرحمن الرحيم

﴿ رَبِّ أَوْزِعْنِيٓ أَنْ أَشْكُرَ نِعْمَتَكَ ٱلَّتِيٓ أَنْعَمْتَ عَلَيَّ وَعَلَىٰ وَٰلِدَيَّ وَأَنْ أَعْمَلَ صَٰلِحًا تَرْضَىٰهُ وَأَدْخِلْنِي بِرَحْمَتِكَ فِي عِبَادِكَ ٱلصَّٰلِحِينَ ﴾

قرآن كريم

سورة النمل الآية 19

المحتويـــات

1

المقدمة

يتكون جسم النبات من عدد من الأعضاء: الجذر والساق والأوراق والزهرة. وتشتمل الزهرة على أنواع مختلفة من الأعضاء الجانبية (السبلات والبتلات والأسدية والكرابل وأحياناً بعض الأعضاء العقيمة). وكل عضو، بالتالي، يتكون من عدد من الأنسجة Tissues، ويتكون كل نسيج من عدة خلايا من نوع واحد. وفي الجزء الأول من هذا العمل، تمت دراسة الخلايا والأنسجة؛ وسوف نركز في هذا الجزء على الأعضاء. وربما يوجد الكثير من الأنسجة نفسها في كل عضو، ولكن يختلف تركيبها بالنسبة من واحد لآخر. وفي كل عضو يوجد تداخل (تفاعل) بين الأنسجة المختلفة. وفي الغالب نجد أن كل نسيج يلعب دوراً وظيفياً في العضو الذي يعتبر جزءاً منه، وإلى درجة الانقسام الأساسي ممثلاً بواسطة مكونات الأنسجة المختلفة. وتطور مكونات أجزاء جسم النبات من الجنين سبق تلخيصه في الجزء الأول الفصل 1.

ويُعنى هذا الكتاب بالتنظيم، أو التركيب المنظم، للأنسجة في أعضاء النبات، وخاصة كيفية حدوثه في كل حالة. ويتلخص الهدف من تشريح النبات في هذا الكتاب بالعلاقات المعقدة بين نمو النبات، أو العضو، وتركيبه. وإلى هذا الحد، استعملت نتائج التجارب كلما أمكن ذلك لبحث العوامل التي تتحكم في تركيب النبات. وهذا الهدف ضروري ومحدود إلى حد ما، بسبب ندرة التجارب العملية في بعض الحقول. والتجارب الموجودة تستعمل بكثرة من قبل علماء فسيولوجيا التطور، بدلاً من علماء التشريح؛ ونتوقع من هذا الكتاب والكتاب السابق [127] أن يحثا علماء التشريح لتتبّع هذه الخطوط من البحث.

ولقد أشير في مكان ما[513] إلى أن تشريح النبات مشهور على أنه موضـوع مستقر إلى حد ما، ولهذا اريد لهذا الفرع أن يستمـر (أو يعيش) كعلم حيوي يجب إعـادة فحص محتواه الأساسي باستمرار وبتحـدٍ، ويجب على الطلبـة باستمـرار معرفـة ما سيقرؤونه ثم استنباط طرقٍ جديدة لبحث المشاكل المعتادة.

لم تجر محاولات للمراجعة الكاملة للمراجع المتعلقة بتركيب أعضاء النبات. ولقـد بذلت جهود لتغطية المراجع التي تتعلق بالتجـارب المناسبـة، لأنها لم تتجمـع معاً في مكانٍ ما. وإذا اتضح من الدراسات الحديثة أن التركيز قد بدأ بالدراسات القديمة، والمؤلفين الكلاسيكيين، فهذا لم يقلـل من فقدان احتـرامهم والإعجاب بـدراساتهم، ولكن يأتي في الاعتقاد بأن هذه المراجع يمكن الحصول عليها بسهـولة في مكـان ما. ويجب على الطلبة الأخذ في الاعتبار، بـأن التشريح المقـارن الذي قـاده Nehemiah Grew وعلماء التشريح الآخـرون، والدراســات الحديثـة في حقل التشريـح، تكونـان القاعدة الأساسية لكل الدراسات اللاحقة. والنتائج التي تم التوصل إليها بـواسطة الأجهزة البدائية مدعاة للإعجاب والمنافسة. والفهم الصحيح للتركيب الأساسي للنبات أو العضو ضروري لتفسير أي من الأعمال التجريبية اللاحقة.

والتفاعل بين التركيب وايض النبـات كثير ومتبـادل. على سبيـل المثال، تستخـدم الأنسجة الوعائية التي من المحتمل أنها مهمة، في نقل المغـذيات والهـرمونـات داخل النبات؛ ومن ناحية أخرى، نجـد أن هذه المـواد قادرة عـلى تحفيز تكـوين الأنسجة الوعائية في النسيج غير المتمايز.

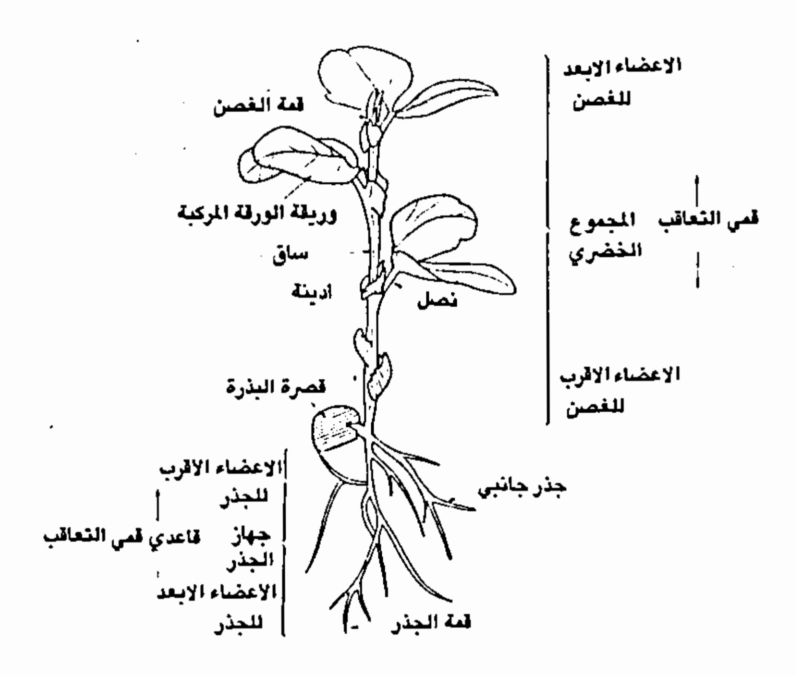
وفي موضوع الفصول اللاحقة نجد أن القـارىء سوف يضطـرب بتعدد تـأثيرات الأكسين على تركيب النبات. وما دامت هذه التأثيرات محتملـة لذلـك يجب أن تعزى إلى الأنظمة المتشعبة التي يعمل بها الأكسين، وإلى العوامل الأخرى التي ربما تكون فعالة، وقوى التناظر الوظيفي قد اكتسبت بين تأثيرات الأكسين على أنسجـة النبات، وتأثيرات وضع العملة في الآلة الثقبية. وفي مثل تلك الحـالة، يمكن لنفس العملـة أن يستخرج منها علبة دخان، قطعة من الشيكولاته، بعض الحرارة من احتـراق الغاز، بعض الكهرباء، علب من العلك، مشروبات بدون كحول، علبة حليب، الخ، طبقاً لنوع الآلـة التي وضعت فيها العملـة والتي تم تنشيطها بـواسطته. وهكـذا يمكن ايضـاً تنشيط أنظمـة متعددة بـواسطة الأكســين، وتعتمد النتيجـة الأخيرة ليس فقط عـلى الهرمون ولكن أيضاً على النظام ـ وربما في الخصـوص الجينوم (الاداة الـوراثية) ـ التي تعمـل عليها. وفي الـوقت الحاضر، من الصعب تفسـير نتائـج التجـارب بسبب جهلنـا بالأنظمـة التجريبيـة نفسـها، وبـالخصوص مـواد النمو المـوجـودة داخليـاً.

والمطلوب بذل جهود أكثر، بواسطة علماء فسيولوجيا النبات والتشريح، لفهم العوامل المتعددة التي تؤثر على تركيب النبات.

ومهما يكن، فإننا نجد أن الجهود التجريبية لتشريح النبات مثمرة ولها قدر كبير من القدرات المستقبلية.

الاصطلاحات:

بعض الاصطلاحات التي تستعمل كثيراً في الأصل وبذلك عرفت هنا (انظر شكل ـ 1-1).



(شكل 1-1) نبات الفول الفتي موضح الاعضاء المختلفة ويشرح معنى بعض الاصطلاحات.

الاقرب ـ يوجد قريباً أو ناحية نقطة اتصال العضو.
الأبعد ـ يوجد بعيداً عن نقطة الاتصال.
قاعدي ـ من القمة ناحية القاعدة، على سبيل المثال، ربما يحدث التمايز قاعدياً.
قمي ـ من القاعدة إلى القمة.

احديدابي ـ يستعمل تكوين جدار الخلية المتكون على الزاوية القائمة على سطح العضو. هذا جدار احديدابي.

البريكليني ـ يستعمل لوصف جدار الخلية الذي يتكون موازياً لسطح العضو.

بيلاستوكرون Plastochrome الوقت اللازم بين تكوين الورقة الواحدة والتي تليها.

والاختصارات الآتية كثيراً ما تستعمل في هذا الكتاب:

DNA ـ حامض دي أوكسي ريبونيو كلييك
RNA ـ حامض ريبونيوكلييك
IAA ـ أندول حامض الخليك.
GA ـ حامض الجبرليك.
TIBA ـ 2 ـ 3، 5 ـ حامض ثلاثي ايودوينزويك.

ومن الأنسب استعمال وحدة قياسات الخليـة بلميكرون (μ)، $\frac{1}{1000}$ مليمتـر. ويزداد استعمال وحدات S1

(System International d'Unités)

ويكتب الميكرون الآن μm، الميكرومتر (10^{-6} m) وهذا ما استعمل في هذا الكتاب.

2

الجـــــذر (The Root)

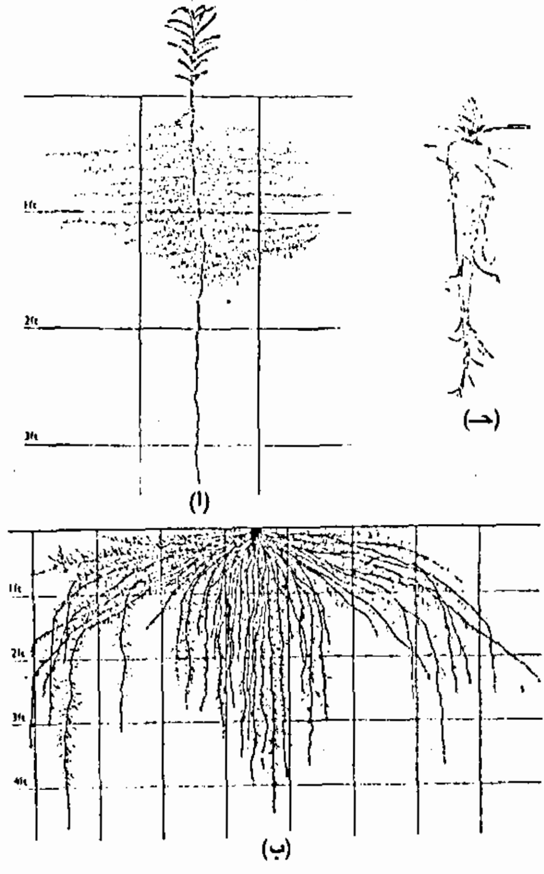
كل النباتات الوعائية في الغالب لها جذور، على الرغم من أن الجذور تتفاوت كثيراً في الشكل، وتقوم الجذور بوظيفة امتصاص الماء والمحاليل، وتثبيت النبات إلى المكـان الـذي ينمو فيـه. وربما تعمـل الجذور أيضـاً كأعضـاء تخزين للمـواد الغـذائيـة، وكتركيبات دائمة.

الكثير من بادرات ذوات الفلقتين لها جذر واحد رئيسي، جـذر وتدي Tap (شكـل 1-2 أ)، الذي ينمو من جذير الجنين، وربما يكوّن فيما بعـد جذوراً جـانبية، ولكن في بعض ذوات الفلقتين والكثير من نبات الفلقة الواحدة نجد أن الجذر الوتدي يستبدل بنظـام الجـذر الليفي Fibrous الـذي يحتـوي عـلى الكثـير من الجـذور العـرضيـة adventitous (شكل 2-1 ب). وتتكون الجذور العرضية في الغالب من أنسجة الساق أو الأوراق، أي، تـوجد في مكـان غير الـذي يوجـد فيه الجـذر الـوتـدي أو الجـذر الجانبي. وحديثا سجّل وجود جذور طويلة وقصـيرة في بعض الأنواع النبـاتية، لهـا قدرات مختلفة للنمو والتطور، [420] و[425]. وتوجد أيضاً جذور أكثـر تخصصاً: عـلى سبيل المثال، الجذور الهوائية aerial لكثير من النباتات الهوائية؛ والجذور المساعـدة Prop للمنغـروف mangrove والنباتـات الأخرى، التي تعمـل كأعضـاء للدعـامـة؛ والجـذور الانقباضيـة Contractile هي نموذج لكثـير من أنواع الابصـال، ومن بين الأخرى، وبواسطـة انقباضهـا تجدب الغصن داخـل التربـة كثيراً. وتمتلـك بعض نبـاتات المنغـروف جذوراً تنفسيـة، الجذور المتفـرعة التي تنمـو افقياً إلى أعـلى من المستنقعات التي تنمو فيها النباتات، وهكذا تستطيع أن تصل إلى الهواء العلوي.

وبعض الجذور لها علاقة تكافلية مع الفطر. وتزامن الفطر مع الجذر، يطلق عليـه

جـذر فطرmycorrhiza، ويعتبـر مهماً لكـلا الشريكـين. وقـد بحث هـذا المـوضـوع بالتفصيل في كتاب آخر من هـذه السلسلة[495]. وخيـوط الفطر ربمـا تكون نسيجـاً خارجياً حول الجذر (ميكوريزا خارجية)، أو ربما يعيش الفطر داخل أنسجة الجـذر (ميكـوريزا داخليـة). وبعض الأعضاء التي تقـوم بتثبت النيتروجـين أيضـاً تعيش تكافلياً مع الجذور؛ عـلى سبيل المثـال، أنواع البكتـيريا مسؤولـة عن تكوين العقـد الجذرية للبقوليات وبعض الأجناس من العائلات الأخرى.

والجذور المتخصصة في التخزين، مثل الجـزر Doucus (شكل 1-2 جـ)، والفجـل



(شكل 1-2) انواع المجمـوع الجذري. (أ) بـادرات Gleditsia Triacanthos عمرهـا حوالى 3 شهـور، توضح الجذر الوتدي وجذور جانبية عديدة. (ب) المجموع الجذري للذرة عمره 8 أسابيع، موضحا العديد من جذور ليفية عرضية. (جـ) جذر التخزين في الجزر. (أ) و (ب) من Weaver, J (1926)، نمو جـذر المحاصيـل الحقلية،

(Mc Graw-Hill, New York, Figs 16 and 84, pp.49 and 182, Copyright 1926, J.E-weaver: Used-with permission of McGraw-Hill Book Comp.; (c) From Fritsch, F. and Solisburg, E.J. (1961), plant form and Function, Belland sons, London, Fig.65, p.113.)

Raphanus، غالباً ما تظهر تشابهاً في التركيب إلى حد ما أو ربما تشتمل ليس فقط على الجذير ولكن على جزء من السويقة تحت الفلقية للنبات الفتي. والجذر الدرنية لبعض نباتات المنطقة الاستوائية مهمة كغذاء في بعض البلدان، مثل المنيهوت Manihot واليام Yam والبطاطا الحلوة Ipomoea. ويمكن الحصول على التبيوكه (مستحضر لصنع الحلوى) من الجذور بواسطة معاملة خاصة.

والغالبية العظمى من الجذور تنمو تحت سطح الأرض، وتفتقر إلى اليخضور. والمجموع الخضري ربما يكون أكثر تشعباً من الأجزاء الخضرية للنبات نفسه. وغالبية الجذور تحمل شعيرات جذرية وحيدة الخلية، والتي غالباً ما تكون سريعة الزوال. والظروف البيئية لظروف التربة ربما تؤثر على شكل كل المجموع الخضري. وعلى العموم، يتكون المجموع الجذري السطحي أو الضحل في الأرض الرطبة، الرديئة التهوية، أما الجذور العميقة الكثيرة التفرع فتتكون في الأراضي أو الترب الجافة. والمجموع الجذري الضحل الأكثر تفرعاً لبعض نباتات الصبار يسمح لها بالاستفادة من الرخات القليلة التي تسقط على الأرض الجافة، وبعض النباتات الصحراوية تمتلك جذوراً وتدية كبيرة قادرة على تخزين كميات كبيرة من الماء؛ تزن إحدى مثل تلك الجذور 159 رطلا [146].

وفي بعض الأحيان يتم التحكم في نمو وتمايز الجذر بواسطة المرستيم القمي apical meristem، في منطقة النسيج المرستيمي التي ليست طرفيه، ولكن مغطاة بواسطة نسيج الحماية غطاء الجذر root cap. تقع المنطقة الرئيسية (أو الاساسية) للاستطالة في الجذر حيث تقع على مسافة صغيرة خلف القمة؛ وفي المنطقة القريبة مباشرة من منطقة الاستطالة توجد منطقة الشعيرات الجذرية root hairs. وتتكون الجذور الجانبية Lateral roots في الغالب على بعض مسافة من المرستيم القمي. وفي بعض الأنواع النباتية، تتكون البراعم عرضياً من الجذور؛ حيث إن هذه البراعم تكونت من نفس الأنسجة التي تكون منها منشأ الجذور الجانبية [52 و 149] وتوجد مواد جيدة لدراسة العوامل التي تتحكم في تنظيم مرستيمات الجذر والغصن.

تنظيم قمة الجذر (Organization of Root Apex)

أثناء الأطوار الأخيرة من نمو الجنين، نجد أن الخلايا الموجودة في طرف الجذر تنتظم في نمط مميز للأنواع النباتية. وتشتمل هذه المجموعة من الخلايا على المرستيم القمي للجذر الابتدائي؛ وكل الخلايا نسبياً غير متمايزة وهي مرستيمية، أي يمكن القول، بأنها كثيفة السيتوبلازم وأنوية كبيرة، ومبدئياً، كلها تمر بالانقسام النشط

على الأقل. وتعتبر الخلايا المرستيمية للجذر موضوعاً مناسباً للدراسة بالمجهر الالكتروني، والكثير من معلوماتنا عن التركيب الدقيق لخلايا النبات مشتق من منطقة النسيج هذه.

وقد أوضحت دراسة المجهر الالكتروني أنه حتى خلايا المنطقة المرستيمية تمتلك بعض الفجوات العصارية، ولكن هذه الفجوات في الغالب ليست كبيرة. وبواسطة العمليات المتعددة للنمو والتمايز، التي ستشرح فيما بعد، نجد أن أنسجة الجذر الناضج تشتق تدريجياً من عدد من خلايا القمة المرستيمية، التي يطلق عليها بداءة Initials. والعوامل التي تتحكم في هذا النمو المنظم لم تكن معروفة إلى الآن.

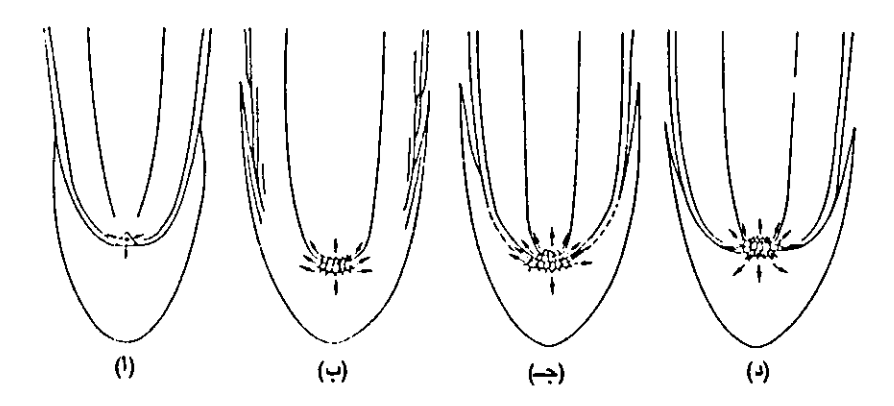
وعموماً، نجد أن قمة الجذر اقل تعقيداً من قمة الغصن لأن (في الغالبية الكبرى من الأنواع النباتية، على الأقل) الأعضاء الجانبية لا تتكون في المرستيم الطرفي ولكن في الأنسجة المتمايزة عل مسافة قصيرة خلفها. والفرق الرئيسي الآخر بين قمم الجذر والغصن في مكان المرستيم القمي؛ وفي الغصن نجد أن هذا المرستيم طرفي، على الرغم من أنه ربما تتقوس عليه منشأ الورقة، بينما في الجذر تحت ـ طرفي، ومغطى بواسطة أنسجة أكثر تحوصلاً من قلنسوة الجذر. وبسبب غياب منشأ الورقة الجانبية، من الواضح عدم وجود تغيرات متزنة في حجم وشكل قمة الجذر مثل تلك التي توجد في غالبية الأغصان (انظر فصل 3). وهكذا يعتبر النمو منتظماً نسبياً، وإن تطور الجذر قد استعمل في الدراسات الحديثة لنمو الخلية وتمايزها وفي دراسات توزيع الأنزيم ونشاطه. وحاجة الجذور إلى المغذيات وعوامل النمو درست باستفاضة بواسطة تقنية مزرعة الجذر المعزول [72]. ولقد أوضحت هذه الدراسات أيضاً ظاهرة شيخوخة المرستيم القمي في الجذور المقطوعة، وتوجد بعض الأدلة في كل النباتات التي تنمو في الضوء، على أن الشيخوخة تنافس بواسطة تأثير الغصن.

نظريات تنظيم القمة

(Theories of Opical Organization)

وبدراسة توزيع الخلايا في القطاعات الطولية لقمم الجذر، من المحتمل أن الاشتقاق يرجع إلى بعض مجموعات الخلايا إلى خلايا فردية أو إلى مجموعات بداءات الخلايا في المرستيم القمي. وفي جذور النباتات اللازهرية الوعائية، مثل سرخس Dryopteris، توجد خلية قمية رباعية (شكل 2-2 أ). وعموماً تعطي هذه الخلية بانقسامها كل أنسجة الجذر. وهذه الفكرة هي الأساس في نظرية الخلية القمية Opical cell theory لـ Nägeli. وتوجد نظريتان متقدمتان لشرح الأنماط

الخلوية في جذور النباتات الزهرية، التي لا تحتوي على خلايا قمية فردية. ونظرية مولدة النسيج Histogen theory، التي وضعها Hanstein [240] في سنة 1868، تتكهن بوجود ثلاث بداءات للمناطق الخلوية، أو مولدات النسيج، في المرستيم القمي. ويوجد مُنْشِئ البشرة dermatogen ومُنشِئ القشرة periblem ومُنشِئ الاسطوانة الوعائية plerome، والتي تعطي بالترتيب البشرة والقشرة والأسطوانة الوعائية للجذر البالغ. وهذه النظرية تستعمل في السابق أيضاً لقمم الغصن، وهكذا ترمز إلى القدر المخصوص لاشتقاق المناطق الثلاثة. والكثير من دراسات مرستيمات الجذر فسرت على أساس بُداءة الخلية أو مولدات النسيج، وعلى هذا الأساس قسمت الجذور إلى عدة أنواع [273] (انظر أيضاً Popham [410]). وهذا النوع من التصنيف له قيمته الوصفية، إلا أنه من المؤكد ومن غير المستحسن التفكير في تغير التركيبات مثل المرستيمات القمية وكأنها تعمل وفق عدد محدود من الأنواع. بالإضافة إلى ذلك من جراء الخلية القمية الفردية، ثلاثة أنواع موضحة تخطيطياً في شكل 2-2. في (ب)، طبقة واحدة من الخلايا تعطي الاسطوانة الوعائية، وأخرى تعطي القشرة والبشرة وقلنسوة الجذر، كما في الكثير من عاريات البذور. وفي حـ، النوع الأكثر انتشاراً في ذوات الفلقتين، تتكون القشرة من طبقة منفصلة من بداءة الخلايا ولكن نجد أن بداءات قلنسوة الجذر غير متميزة عن بداءة القشرة، وفي د، شائعة في ذوات الفلقة

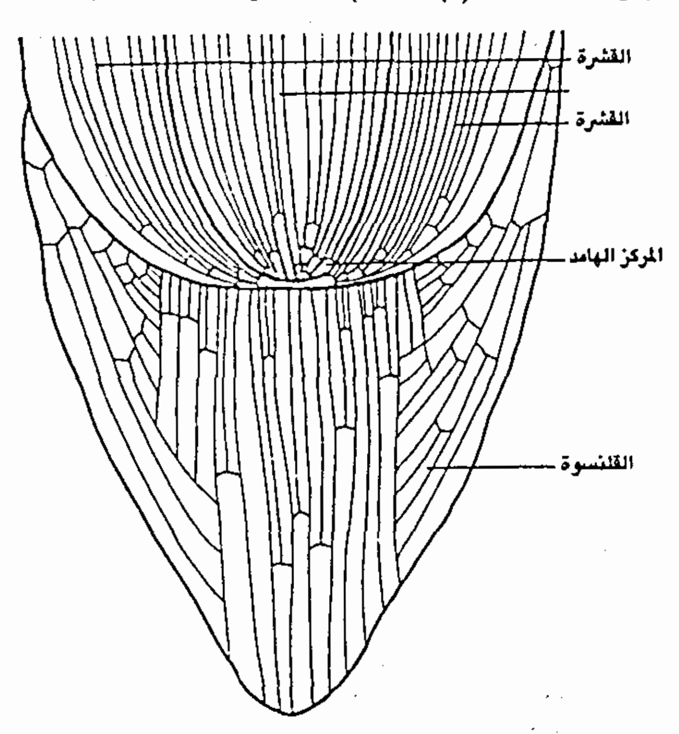


(شكل 2-2) انواع قمة الجذر. (أ) خلية فردية؛ القلنسوة متميزة، ولكن لها منشأ عام مع الانسجة الاخرى. (ب) مجموعتان من البداءات تغطي الاسطوانة الوعائية إلى القشرة، والبشرة وقلنسوة الجذر. (جـ) ثلاثة مجموعات من البداءات تغطي الاسطوانة الوعائية، والقشرة والبشرة وقلنسوة الجذر على الترتيب. (د) ثلاثة مجاميع من البداءات تغطي الاسطوانة الوعائية والقشرة والبشرة وقلنسوة الجذر.

(From Eames, A.J. and MacDaniels, L.H., (1947). an introduction to plant anatomy.McGraw-Hill, New York. 2nd, ed., Fig. 40, P.75 Copyright 1947 Eames and MacDaniels, used with the permission of Mc Graw-Hill Book Company).

الواحدة، مثل الذرة، وقلنسوة الجذر لها منشأ مستقل. وفي مثل تلك الجذور نجد أن القلنسوة قد تكونت بواسطة مولدة النسيج الرابعة، منشيء القلنسوة Calyptrogen. وفي اصطلاحات Guttenberg's، تمتلك الأنواع حدود النوع «المقفول» من التنظيم، وفي الأنواع النباتية الأخرى، كل الأنسجة باستثناء الاسطوانة الوعائية، تنشأ من مجموعة عامة من الخلايا، تمتلك ما يسمى النوع «المفتوح» من التنظيم.

والنظرية الثانية هي نظرية Körper-Kappe، التي اقترحها Schüepp [454] سنة 1917. حيث إن التغيرات الجذرية في القطر أثناء النمو، وهناك نقاط متعددة أصبحت فيها المجموعة الفردية في الخلايا الطولية مزدوجة نتيجة لانقسام الخلية. وعند هذه النقاط يجب أن تنقسم الخلية أولاً عرضياً وفي أحد الخلايا البنوية (أو الوليدة) يجب أن تكون قد انقسمت طولياً. ويطلق على هذه الخطوات انقسام T، حيث إن جذر الخلية تكون شكلاً يشبه حرف T. وفي بعض الأجزاء أو مناطق الجذر، أساساً في الوسط، قضيب أو حرف T الكبير يواجه قمة الجذر، والأوجه الأخرى بعيدة عن القمة (شكل 3-2). ومناطق الجذر، تحد بواسطة خطوط انقسام



(شكل 3-2) نمط عدد أسطر الخلية في قمة الجذر للذرة القشرة والاسطوانة الوعائية وقلنسوة الجذر موضحة. تتتابع الانقسامات، والقضيب متجه نحو قمة الجذر أو بعيداً عنها (انظر الأصل)، موضحاً.
(From Clowes, [102] Fig.5, p.9.).

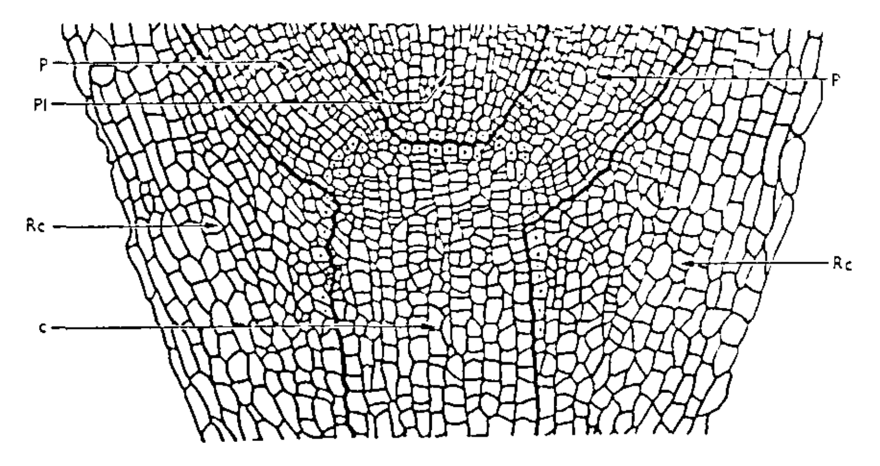
الخليــة، وأطلق عليهـا اسم Körper (جسم) و Kappe (غطــاء أو قلنســـوة) عــلى الترتيب، ونصف الجذور وطبقاً لموضع الحدود بينها. وهكذا نجـد أن هذه النظـرية تتطابق مع نظرية الجسد ـ الكساء في قمة الغصن (فصل 3)، التي وضعت كلية على خطوط انقسام الخلية، كما في الغصن، والحدود بين منطقتين غير ثابتتين ولكن ربمـا تتفاوتان حتى في جذور بعض الأنواع.

وبواسطة هـذه النظريـات يمكن وصف قمم الجذر عـلى نحو كـاف بالنسبـة الى خطوط انقسام الخلية؛ وهذا ينقـل بعض المعلومـات حول النمـو الذي أخـذ مجراه، ولكن يعطينـا القليل عن معـدلات انقسام الخليـة في المناطق المختلفـة للقمة. وهـذه المعلـومات يمكن الحصـول عليها بـالطرق التجـريبية؛ وفي الـواقع تقـاس معـدلات الانقســام (الانقسام الفتيـلي) الخلـوي؛ وعمـومـاً يتلـو انقســام الخليـة (انقســام السيتـوبلازم). ولقـد جمعت الدراســات الحديثـة لقمـة الجـذر الطـرق المـألـوفـة الكلاسيكية لتشريح النبات مع طرق التقنية الحديثة الفسيولوجية والكيموحيوية.

المرستيم الأولي (The promeristem)

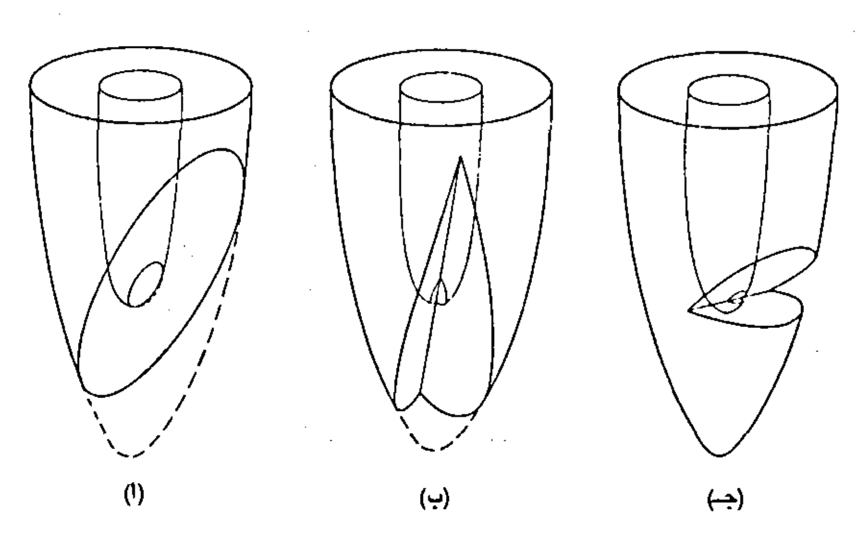
يمكن تعـريف المرستيم الأولي عـلى أنه جـزء قمة الجـذر القادر عـلى تكوين كـل أنسجة الجذر. [96] وفي جذور النباتات اللازهرية، على سبيل المثال، نجد أن المـرستيم الأولي يتكون من خلية قمية فقط، وفي النباتات الزهـرية سـوف يشتمل عـلى بداءات مولدات النسيج. وهكذا يوجد ميل نحو المرستيم الأولي كمنطقة صغـيرة إلى حد مـا، يقـع طرفـاه في منطقة المـرستيم القمي، تحت قلنسوة الجـذر. وتنـامي المعلـومـات الحـديثـة، يقتـرح أن المـرستيم الأولي في الكثـير من الجـذور عـريض ويتكـون من مجموعة من الخلايا تشبه الكأس الى حد ما على محيط مركـز المنطقة غـير النشطة. هـذا التجمع من بـداءات الخلايـا للمرستيم الأولي الـذي اقترحـه Clowes، [85] على أساس الدراسات التشريحية المألوفة لقمة جـذر المران (شكـل 2-4). ويعتقد بحـاث آخرون أن هناك مجموعة صغيرة من البداءات، تتضمن ثلاث خلايا أو ثلاثة صفوف من ثـلاث، أو ربما تـوجد خليـة واحـدة مـركـزيـة تشتق منهـا بـداءات مـولـدات النسيج. [69 227]

ولكي تتم دراسة اقتراحه بخصوص المـرستيم الأولي العريض في المـران، أجرى Clowes عدة تجارب جراحية عـلى بادرات الجـذور الوتـدية لهـذه الأنواع النبـاتية وكذلك الفول. فأخذت قطاعات مختلفة الأنواع، ومتفاوتة في العمق، خلال أجـزاء من



(شكل 2-4)   رسم تخطيطي يوضح القطاع الطولي لقمة الجذر الوتـدي من المران. والحـدود التقريبيـة بين منشأ الاسطوانة الوعاية (Pl) ومنشأ القشرة (P). وقلنسوة الجذر (Rc) والعويميد (e) . والجزء المركزي لقلنسوة الجذر، موضح بواسطة خطوط ثقيلة. وبداءة الخلايا للمرستيم الأول موضح بواسطة نقط.
(After Clowes [85], Fig.7, P.261.).

المـرستيم الأولي (شكـل 2-5). والبعض من هـذه الجـروح دخلت في قطب (المنطقـة الطرفية) منشأ الاسطوانة الوعائية، أما الأخرى فـلا، والبعض قطعته كليـة. غمرت



(شكل 2-5)   رسم تخطيطي يوضح ثلاثة انواع من التجارب الجراحية التي أجريت عـلى جذور المـران والفول (ا) قطع بقطع قمة الجذر بواسطة قطع واحد مائـل، (ب) إزالة القطـاع العمودي؛ (جـ) إزالـة قطعة الشكل ـ الإسفيني. في (ا) و (ب) جزء من المنطقة الطرفية لمنشأ الاسطوانة الوعائية المستقبلية قطعت بعيداً.
(From Clowes [86] Fig. 1, P.49.).

الأسطح المقطوعة في اللانولين، وحفظت الجذور في الحزازي الرطب إلى أن يصل نموها من 100-200 مليمتر، حيث تثبت وتقطع إلى قطاعات لدراسة تحديد الأنسجة.

وفي الاماكن التي قطع فيها منشأ الاسطوانة الوعائية كلية، نجد أن التحديد لم يحدث. ولقد تجددت الأنسجة في الجذور التي مرت بها القطع إلى قطب منشأ الاسطوانة، وتلك الجذور التي ترك فيها القطع متصلا، ولكن نجد أن كمية شذوذ النسيج المنظم كبيرة بعد المعاملة السابقة وكلتا المعاملتين، يجب أن تكون قد حطمت القليل، من البداءات وليس كلها، وحيث إنه من المستحيل تحطيم جزء من المرستيم الأولي فقط الذي يشتمل على مجموعة صغيرة من البداءات أو خلية مركزية فردية، واعتقد Clowes أن نتائج هذه التجارب تدعم مفهوم المرستيم الأولي العريض. اجريت تجارب مقارنة على قمم جذر النجيليات فأعطت نتائج مشابهة، مما يفترض في هذه الأنواع أيضاً انه يجب أن يكون المرستيم الأولي عريضاً. [87] وبحاث آخرون شرّحوا قمة الجذر طولياً أيضاً فتوصلوا إلى أن عدداً من خلايا البداءة يجب أن تكون واسعة. [28، 398] ولقد قدر عدد خلايا المرستيم الأولي للفول بين 40 و 50 خلية.

المركز الهامد (The Quiescent Centre)

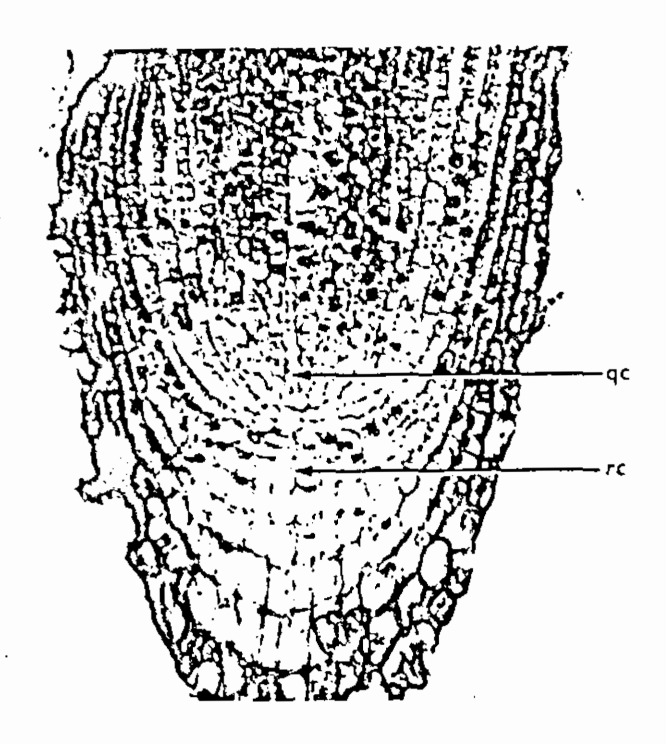
وخاصة في الجذور التي فيها خلايا المرستيم القمي منتظمة كثيراً، مثل الذرة، ومن المحتمل الاستدلال من دراسة عدد أسطر الخلية أن هناك منطقة مركزية من الخلايا التي نادراً ما تنقسم أو لا تنقسم مطلقاً. والخلايا الموجودة على محيط نصف الكروي أو منطقة تشبه الفنجال هي مرستيمية وربما تعتبر كمونات للمرستيم الأولي [85].

وباستعمال تقنيات متعددة، تبين وجود منطقة مركزية غير نشطة، أو المركز الهامد في قمم الجذر لعدد كبير من الأنواع النباتية (شكل 2-3). وبديهي، أن هذا المفهوم على خلاف مع الأفكار السابقة، التي تعتقد بأن بداءة الخلايا تشغل مكاناً طرفياً في المرستيم القمي (انظر شكل 2-2). ومن ناحية أخرى نجد أن، الجذور الابتدائية الجنينية ومنشأ الجذر الجانبي الفتي لا تحتوي على المركز الهامد؛ وفي بداية النمو كل خلاياه مرستيمية. ويتكون المركز الهامد اثناء تطور الجذر. [91] ويعتبر المركز الساكن غير موجود من الجذر التي تتكون من خلية قمية فردية؛ وتشير الدراسات الحديثة إلى أن الخلية القمية نفسها ربما تصبح تدريجياً عديدة الصبغيات وغير نشطة.

وفي 1956 استعمل Clowes [88] و [89] تقنية مختلفة لدراسة توزيع الأحماض

النووية في المرستيما القمية للجذر. وبتفاوت الأصباغ لـ ـ DNA و RNA استطاع إظهار منطقة مركزية في جذور الذرة حيث يحتوي السيتوبلازم على كمية قليلة من RNA والخلايا تحتوي على أنوية صغيرة. وإمداد الجذور بمحلول الفوسفيت المرقم بالعناصر المشعة، ^{32}P، أو بالأدنين الذي يحتوي على ^{14}C، و Clowes أيضاً قادر على توضيح أن الخلايا التي في المركز الهامد لا تركب بنشاط DNA. ويتحد الفوسفيت والأدنين مع DNA و RNA، ولكي يتسنى دراسة توزيع DNA و RNA المرقم يجب أن يزال من القطاعات بواسطة التحلل بالماء. وفي التجارب اللاحقة [97، 99] استعمل فيها التايميدين المرقم مع عنصر الهيدروجين المشع، التريتيم (3H)؛ وهذه اتحدت خصوصاً مع DNA. وبعد هذه المعاملات، ثُبتت الجذور، وقُطعت إلى قطاعات ثم وضعت متصلة بفيلم تصوير الإشعاع الذاتي أو مستحلبة، والذي حمض وثبت فيما بعد. وتعتمد هذه التقنية على حقيقة أن بعض أنواع مستحلبات التصوير (مثل فيلم أشعة -X) حساسة للإشعاع المنطلق من مواد الإشعاع، كما لو كانت حساسة للضوء. وحيث إن الفيلم يوضع مباشرة فوق صورة القطاعات أو صورة الإشعاع الذاتي، الناتجة في المستحلب بواسطة الإشعاع الموضوع فوق الخلايا التحتية، لا يمكن معرفة مراكز الإشعاع بدقة. وفي صور الإشعاع الذاتي، يُلاحظ تجمع حبيبات الفضة فوق المناطق المرقمة، وتظهر سوداء في الفيلم المحمض، وفي هذه اللحظة تقوم الأنوية بتركيب DNA بنشاط. وفي الجذور المعاملة بهذه الطريقة يمكن تمييز منطقة مركزية للمرستيم حيث لا توجد فيها أنوية مرقمة (شكل 2-6). وهكذا نجد أن خلايا المركز الهامد لا تقوم بتركيب DNA أثناء فترة المعاملة ونادراً ما تقوم أو لا تمر بالانقسام الفتيلي؛ وفي النمو العادي من المحتمل أن تلعب دوراً بسيطاً أو قد لا تقوم بتركيب الجذر [93]. وقد استطاع بحاث آخرون إظهار المركز الهامد، باستعمال تايميدين التريتيومي Tritiated thymidine بالنمط نفسه، بواسطة عد الحبوب في المستحلب الموجود فوق الأنوية بعد المعاملة بتايمدين التريتيومي، وهكذا يمكن الحصول على نتائج شبه ـ كمية، [420] وبدراسة توزيع أشكال الانقسام في المرستيم [235].

والخواص الفسيولوجية والسيتولوجية للخلايا في المركز الهامد قد درست الآن في عدة أنواع. وتحتوي الخلايا في هذه المنطقة على تركيز منخفض من DNA و RNA وبروتين بمقارنته بالخلايا الأخرى في قمة الجذر. [92، 277] وتحتوي أيضاً على عدد قليل من الميتوكوندريا، وقليل من الشبكة الأندوبلازمية وأكتيوسومات صغيرة جداً وأنوية ونويات. [105] وهي أقل حساسية إلى ضرر الإشعاع من الخلايا الأخرى للمرستيم، [84، 100]. ولقد أوضحت الدراسات الحديثة أن السبب في هذا ربما يرجع



(شكل 2-6) صورة إشعاعية ذاتية نسيجية تمثل القطاع العرضي لقمة جذر الفجل. عومل الجذر 8 ساعات في محلول التايميديت ـ ^3H بتركيز 1.3 μ / مليمتر. تظهر الأنوية التي كونت DNA أثناء فترة المعاملة كمناطق سوداء (حبوب فضية في المستحلب). المركز الهامد (qc) واضح كمنطقة خلوية بها أنوية غير مرقمة. أنوية البداءات المجاورة لقلنسوة الجذر (rc) مرقمة. 200 x.

إلى أن خلايا المركز الهامد تبقى لفترات طويلة في طور (Gi) التركيب ـ الممهد لدورة الانقسام.[101 و 103] وفي جذور الذرة المحفزة لتصبح ساكنة بمعاملتها بالبرودة ثم تخزن ثانية في درجة حرارة عالية نجد أن خلايا المركز الهامد لا تتأثر وحفزت أيضاً على الانقسام. واستنتج مرة أخرى أنها قد أفلتت من الضرر لأنها من طور G1 من دورة الانقسام[106].

ولقد أوضحت كل التجارب الجراحية التي سبق شرحها والتجارب التي عرضت فيها الجذور للإشعاع[94 و 98] أو المعاملة بالبرودة[106] أن خلايا المركز الهامد يمكن أن تنقسم تحت بعض الظروف. وهكذا اعتقد Clowes[93 و 96] أن عدم نشاط هذه الخلايا يرجع إلى موقعها في المرستيم القمي، وليس إلى عدم القدرة الوراثية على الانقسام. ووظيفة المركز الهامد هو تزويد القوالب الاحتياطية للخلايا المزدوجة الصبغيات داخل الجذر بفعالية سكونها وبحقيقة احتفاظها لفترة طويلة في طور التركيب ـ الممهد للانقسام الفتيلي، أقل تعرضاً للضرر من العوامل التي تؤثر على

انقسام الخلايا [94 و 101، 102]. ومن المحتمل أن يكون المركز الهامد مركزاً لتكوين الهرمون (انظر تحت)، وعلى أية حالة من المهم أن نمو وتطور الجذر سوف يدرس، ومع ذلك سوف يلعب دوراً بسيطاً أو قد لا يكون له دور في تركيبه الخلوي.

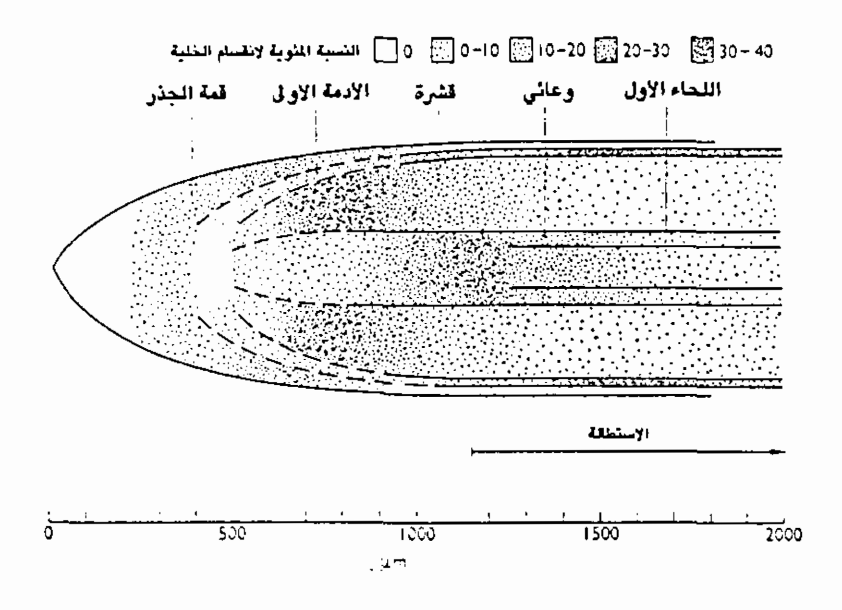
لقد تركزت بعض الدراسات الحديثة على ما إذا كانت المنطقة الهامدة في المرستيم تعتبر دائمة ومجموعة من الخلايا الساكنة تقريباً. على سبيل المثال، جادل Guttenberg [229] حيث إن المركز الهامد غير موجود في الغالب في الجذور الفتية، وفي الجذور المسنّة ربما يعاد تخزين خلايا القلنسوة أو المرستيم الأولي في المركز، وخلايا المركز لا تمثل «السكون» ولكن هي مركز متقطع إلى حد ما، أي، واحد فقط متقطع، باستثناء الجذور المسنّة حيث لا يوجد فيها الانقسام المركزي. وفي اللبينة، بواسطة الاختلاف في تقنية تايميدين التريتيومي، لقد تم التوصل إلى وجود المركز الهامد في مرستيمات الجذور الطويلة، ولكن ليس في الجذور القصيرة ذات الهيئة المزدوجة. ويظهر من هذه النتائج أن السكون قد بسط فوق تنظيم قمة الجذر، والمركز الهامد ربما يكون أو لا يكون موجوداً، وإذا كان موجوداً ربما يتفاوت في الحجم. [420] وفي فول الصويا، وجد أيضاً، أن المركز الهامد يتفاوت في الحجم، ويزداد أثناء النمو المبكر للجذر ثم يقل بسرعة، مما يقترح أن هذه الأنواع من خلايا المركز الهامد قد تكون في تغير مستمر للخلق. [361] ولقد درس [98] منذ زمن طويل أن المركز الهامد هو نتيجة هندسة قمة الجذر، ويظهر أن هذه الملاحظات تضعه قريباً من العمليات الديناميكية للعضو السريع النمو. وهناك أدلة حول وجود المركز الهامد في المرستيمات القمية للجذور الكاملة النمو لكثير من الأنواع النباتية؛ ومن المستحسن توجيه الدراسات اللاحقة لتوضيح هذه الوظيفة.

معدلات الانقسام الفتيلي (Rates of Mitosis)

من المتوقع على ضوء هذه الملاحظات، أن الخلايا في المناطق المختلفة لقمة الجذر تنقسم بمعدلات مختلفة. في الذرة، تنقسم بداءات قمة الجذر كل 12 ساعة، بينما يصل العدد في خلايا منطقة المركز الهامد إلى حوالى 200 ساعة. والخلايا في المناطق الأخرى لها قيم وسطية. [97] وفي الخردل الأبيض، نجد أن متوسط معدل انقسام الخلايا في بداءات قمة الجذر يصل إلى حوالى مرة من 35 ساعة، مقارنة بالمركز الهامد الذي يصل 500 ساعة [99]. هذا التفاوت في معدلات الانقسام بين خلايا المركز الساكن والمناطق الأخرى من الجذر يرجع إلى الطول الكبير لطور Gl (التركيب ـ المهد) في دورة الانقسام للمركز الهامد. [104 و 508] والأطوار المختلفة لدورة الانقسام نوقشت بالتفصيل في كتاب Street و Öpik [497] من هذه السلسلة. ومن المهم

ملاحظته أن الجذور المعاملة بواسطة هيدروكس يوريا، المادة التي توقف انقسام الخلايا، نجد أن المعاملة بأندول حامض الخليك تحفز المركز الساكن على الانقسام أسرع من العادة بتقصير فترة الطور GI. وهذا التأثير اختياري على المركز الهامد، حيث إن معدل الانقسام في الخلايا الأخرى للمرستيم انخفضت بالمعاملة [32].

يحدث الانقسام النشط، على طول عرض الجذر وعلى مسافة قليلة خلف المرستيم الأولي. وفي قمم جذر البصل يحدث الانقسام الأمثل في كل الأنسجة على مسافة حوالى (1) مليمتر من القمة؛ وتتفاوت المسافة في الأنسجة الفردية للجذر (شكل ـ 7-2) . [284] وفي جذر phleum، يحدث معدل الانقسام الأمثل في البشرة على مسافة تصل 200-150 ميكرومتر خلف القمة [217]. ولقد أوضح التراكم المألوف لقمم Meliotus دورية يومية واضحة في الانقسام الفتيلي. والانقسام الفتيلي كثير الحدوث عند الظهر ومنتصف الليل بمقارنته بأي وقت آخر. والايقاع الدوري موجود في كل نسيج من الجذر. [4] وعلى العموم؛ وبزيادة المسافة من قمة الجذر نجد أن توسع الخلية هو السائد، وتدريجياً هذه هي الطريقة الوحيدة، الأساسية للنمو.



(شكل 7-2) توزيع انقسامات الخلية في قمة جذر البصل عند الساعة 12 ظهراً تمثل النتائج مجموعة من الجذور القيمة 1.0 تستعمل للجذور التي أخذ عددها عند الساعة 12 ظهراً ولا تتضمن أن هذه الخلايا ربما لم تنقسم.

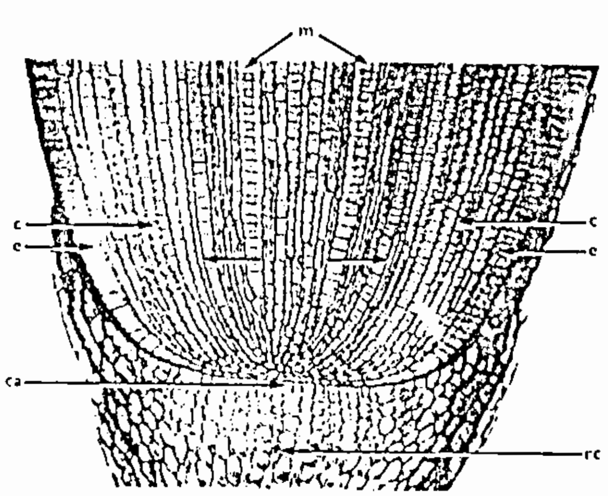
(From Jenson and Kavalijan, [284], Fig.5, P.370.).

وفي الغالب تستعمل قمم الجذور لدراسة مراحل الانقسام الفتيلي، حيث إن الكثير من الخلايا تمر بالانقسام السريع نسبياً. ومن المهم أن النشاط يشبه عامل انقسام الخلية الكينتين الذي وجد في مستخلصات قمم الجذر، [577] وتوجد أيضاً أدلة جيدة حول حركة المواد التي تشبه ـ الكينتين من المجموع الجذري إلى الغصن [308]. والتأثيرات التركيبية للتفاعلات الفسيولوجية بين الجذر والغصن ستناقش فيما بعد.

تمايز النسيج (Tissue differentiation)

تقع بداءة خلايا المرستيم الأولي، على الأقل في الجذور المسنّة، حول محيط المركز الهامد، وتنقسم بطريقة ما بحيث تبقى الخلايا البنوية مرستيمية والخلايا البنوية الخارجية، بعد انقسامات تالية، تتمايز لتعطي إلى الأنسجة المختلفة للجذر. وخلايا المرستيم القمي النموذجية مزدوجة الصبغيات، ولكن من الأنسجة الأكثر نضجاً نجد أن الكثير من الخلايا عديدة الصبغيات. والعوامل التي تتحكم في التمايز لهذه الخلايا المرستيمية المتشابهة وراثيا إلى الأنسجة المختلفة أصبحت مفهومة، ولكن من المحتمل في بعض الحالات ربط تمايز الأنسجة الخاصة مع بعض الحالات الفسيولوجية الخاصة من الخلايا، إلا أن الاتصال السببي لم يكن واضحاً دائماً.

تشغل قلنسوة الجذر مكاناً طرفياً من الجذر؛ وتصبح خلاياه تدريجياً أكثر تمايزاً كلما زادت المسافة من قمة الجذر. والأنسجة الأساسية للجذر، البشرة والقشرة والأسطوانة الوعائية، تصبح خلف قمة الجذر مباشرة (شكل 2-8)، جزئياً نتيجة



(شكل 2-8) قطاع عرضي في قمة جذر الذرة. يوضح تمايز مناطق النسيج. C ـ القشرة، Ca، منشأ القلنسوة؛ e ـ البشرة؛ m، تمايز الخشب التالي؛ rc، غطاء الجذر، vc، الاسطوانة الوعائية، الحدود موضحة بواسطة الأسهم. 125x.

لبداية التحوصل من خلايا القشرة النامية؛ والخلايا أيضاً تختلف إلى حد ما في الشكل. وترى الاسطوانة الوعائية في منطقة المركز الكثيف الصبغة، نسيجاً صغير الخلايا.

غطاء الجذر أو القلنسوة Root Cap

تتكون قلنسوة الجذر من خلايا برنشيمية في المراحل المختلفة من التمايز. وبسبب مكانها الطرفي، يعتبر غطاء الجذر تركيباً وقائياً. وتشير التجارب الحديثة أو تؤكد، إلى أن غطاء الجذر له وظيفة أخرى مهمة جداً فسيولوجياً. وفي الذرة والشعير، من المحتمل إزالة غطاء الجذر، تاركاً بقية الجذر متصلة. وهذا ليس له تأثير على نمو الجذر، ولكن لا يتفاعل الجذر مع تحفيز الجاذبية. وبعد إزالة قمة الجذر، تنقسم خلايا المركز الهامد وتتجدد قمة جذر جديدة. ومن الواضح أن غطاء الجذر يعتبر مركزاً لإدراك الجاذبية؛ وهكذا يتضح، أنه قادر على التحكم في الانتاج في المرستيم مواد تنظيم النمو المستخدمة في الإنتحاء الأرضي Geotropism، أو حركتها، على الرغم من أن استطالة الجذر تستمر حتى في عدم وجود غطاء الجذر نفسه الذي من المحتمل أن لا يكون مركزاً لتركيب مواد النمو [298]. ويتضح من التجارب الأخرى أنه إذا قطعت قمم جذر البازلاء، فإنها تفشل في الاستجابة إلى الجاذبية. ومرة أخرى، نجد أن استطالة الجذر لا تتأثر. ويعتقد أن اضافة حامض ثلاثي - أيودو البنزويك تثبط انتقال الأكسين، وفي قمم الجذر المتصلة تمنع الانحناء نحو الجاذبية لمدة 3 ساعات، وتخفضه لمدة أطول [318]. ويعتقد أن هذه المعاملة من المحتمل أن تمنع إعادة التوزيع الجانبي لمواد النمو الداخلية استجابة للجاذبية. ويحدث التوزيع الجانبي للأكسين المضاف لقمم الجذر الموضوعة افقياً في التجارب التي أضيفت فيها أ غ ح المرقم مع ^{14}C، ولقد أوضح عدد الإشعاع المتحد مع الأنصاف الطولية للجذر نشاطاً كبيراً في الأنصاف السفلى. وقطع حوالى 0.5 مليمتر أو أكثر من قمة الجذر منع تماماً التوزيع العرضي للأكسين. [317] وهكذا نجد أن كل هذه التجارب تتفق مع وجهة النظر التي تقول بأن غطاء الجذر يمكن أن يتحكم في حركته، إذا لم يكن التركيب أيضاً، والأكسين الداخلي في قمة الجذر. وبوضوح هذه الوظيفة سوف تكون مهمة جداً. وتقترح التجارب التي أزيل فيها نصف غطاء الجذر فقط أنه المصدر للنمو المثبط [202 a].

وتشير دراسات المجهر الالكتروني لتوزيع العضيات في خلايا غطاء الجذر المعرضة إلى محفز انحناء الجاذبية أن الخلايا النشوية amyloplasts فقط (البلاستيدات التي تكوّن النشا) تظهر قدراً من الاحلال في الجانب السفلي من

الخلايا. ويستنتج من هذا أن الخلايا النشوية تحفز مباشرة الاستقطاب العرضي للخلايا، بواسطة العمل على الأغشية الموجودة قريباً من سطح البروتوبلاست [221]. وفيما يتعلق بهذه الملاحظات على طفرة الذرة التي تعرف بنشاء الذرة amalomaize تعتبر مهمة. وهذه الأنواع من الطفرة لها خلايا نشوية صغيرة بمقارنتها بالنوع البري. وتظهر أغماد هذه الطفرة 30-40% اقل من إعادة التوزيع الجانبي (إلى أسفل) للبلاستيدات استجابة إلى تحفيز انتماء الجاذبية مقارنة بالنوع البري، وان انتقال الاكسين جانبياً يصل إلى اقل من 40-80%، وتقوس انتحاء الجاذبية أصبح قليلاً. [246] ومن المهم إجراء تجارب على جذور هذه الطفرة. ونتائج دراسات الأغماد أيضاً اظهرت تأييداً للافتراض الذي يقوم على أن الخلايا النشوية تعمل كناقل للجاذبية. ومن ناحية أخرى، نجد أنه ليست كل الدراسات الحديثة تعتبر أن هذه الفطرة تعطينا شرحاً كافياً لهذه الظاهرة [15].

ونتيجة للملاحظات والتجارب فإنها تعطينا تأكيداً ممتازاً، باستعمال التقنيات الحديثة، لبعض النظريات الكلاسيكية. ولقد درس داروين منذ زمن بعيد أن الجذر إذا قطع من قمته 1 مليمترا أو 0.5 مليمتر فنجد أنه لا يستجيب للجاذبية (اي يكون غير حساس لها). وفي بداية القرن الحاضر توقع علماء النبات أن بعض المحتويات الصلبة للخلية او حصاة الموازنة Statoliths، أساساً حبيبات النشا، يمكن أن تنقل منبه الجاذبية إلى البلازماليما (الاكتوبلاست) ودراسة المجهر الضوئي لم تظهر تجمع حبيبات النشا على الجوانب السفلية لخلايا غطاء الجذر، إلا أن هذا لم يحدث ثانية في أغطية الجذر للجذور غير الحساسة للجاذبية، التي لا يوجد فيها النشا [231] غالبا. وهذا مثال آخر باستعمال التقنية والأجهزة الحديثة مما يُؤكد ذكاء ومهارة العلماء السابقين، ويُؤكد مرة أخرى أهمية هيمنة الافكار والافتراضات في العلم.

وتشير مشاهدات المجهر الالكتروني إلى عدد من العضيات من الخلايا المتمايزة لغطاء الجذر أن أعداد الميتوكوندريا، والدكتيوسومات وكمية الشبكة الأندوبلازمية تتطابق مع حجم الخلية، حيث تبقى ثابتة على أساس وحدة الحجم وتزداد حوالى 15 مرة على الأساس الخلوي. ومن ناحية أخرى يظهر أن تكوين البلاستيدات مقصور إلى حد ما على الخلايا التي تقوم بالانقسام، وأن عددها يزداد حوالى 3 مرات فقط، إلا أن حجمها يزداد كثيراً [297].

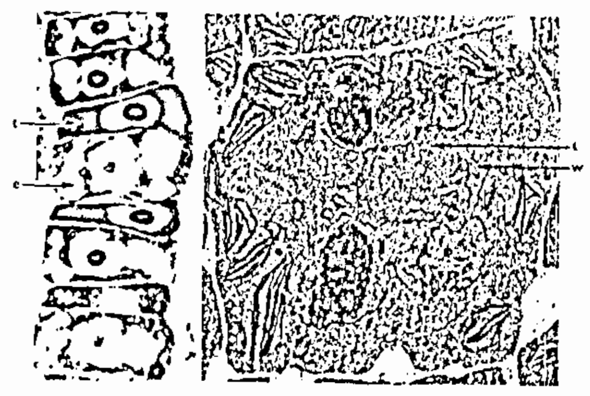
البشرة (Epidermis)

في غالبية الجذور، تتكون الشعيرات الجذرية، في بعض خلايا البشرة على مسافة من المرستيم القمي. وإذا تحطمت قمة الجذر، فربما تتكون الشعيرات الجذرية في

المنطقة القريبة من قمة الجذر، مما يقترح أن تكوينهـا يثبط عاديـاً بها؛ ومن نـاحية أخرى، نجد أن التفسيرات الأخرى محتملة. تنمو الشعيرات الجذرية خلايا فرديـة، وتقوم بوظيفة امتصاص المحاليل والتثبيت. وفي بعض النباتات نجـد أن النمو الـذي يكوّن الشعيرات الجذرية دائماً يظهر قريباً من النهـاية القميـة للخلية، ولكن يعتمـد مكانها عند النضج على كمية النمو الطولي التالي لخلية البشرة. والشعيرات الجذريـة تنسلخ أخيراً، ولكن تبقى في بعض الأحيان. وتشير دراســات المجهر الالكتـروني إلى ان جـدار شعيرة الجـذر المنبثقة هي استمـرارية للمكـونات الـداخلية لجـدار خلية البشرة التي تكونها [329].

وفي بعض الأنواع، تتكون الشعيرات الجذرية من خلايـا خاصـة تتميز في الحجم والأيض عن خلايا البشرة المجاورة. وهذا النوع من الخلايا يعرف بالخلايا الشعرية Trichoblasts. وبعض النقـاش المتعلق بهـذه الخـلايـا المهمـة مـوضـح في الجـزء الأول [127]، فصـل 7. تتكون الخـلايا الشعـريـة في جـذر نبـات phleum بـواسطـة الانقسامات غير المتساوية لخلية البشرة غير الناضجة، البروتودرم أو منشيء البشرة. ويُلاحظ أن الخلية الشعرية تـوجد في قمـة الانقسام. وفي الـدراسات الحـديثة عـلى النباتات المائية الطافية hydrocharis، وجـد أن انقسامـات غير متسـاوية متشـابهة تأخذ مجراها في البـروتودرم، ولكن نجـد أن الخلية الشعـرية هي النـواتج الأقـرب للانقسام، وهكذا، تتكون خلية صغيرة كثيفة السيتوبـلازم، والخلية الشعـرية، عنـد الطرف الأقرب لخلية الأم الأصلية، وخلية كبيرة، أكثر تحوصـلاً عند الطـرف الأبعد (أي نـاحية قمـة الجذر) (شكـل 2-9 أ). ولقد تـأكدت هـذه المـلاحظـات بـالمجهـر الالكتـروني (شكل 2-10). ويمكن في بعض الأحيـان مشـاهـدة الخـلايـا في عمليـة الانقسام غير المتساوي، وتحل النـواة في الطرف الأقـرب للخلية، وفي الغـالب توجـد فجوات عصارية عند الطرف الآخر. وجـدار الخلية المـوجود بـين الخلايـا الصغيرة والكبيرة المنحنية (شكل 2-9 ب). والانقسام غـير المتساوي مظهـر للخلايـا الوليـدة الناتجة قريبة الشبه بتلك الخلايا التي تتزامل مع تكوين خلية الأم للخلية الحـارسة في الأوراق والسوق لذوات الفلقة الواحدة، باستثناء وجود فـروق سيتوبـلازمية أقـل وضـوحاً بـين الخلايـا الوليـدة (قارن الاشكـال 2-9 ب و 2-10 مـع شكـل 5-29). والانقسامات غير المتساوية التي من هذا النوع مهمة، حيث إنها تعتبر مقدمة لتمايز الخلية. (انظر الجزء الأول، [127] فصل 2).

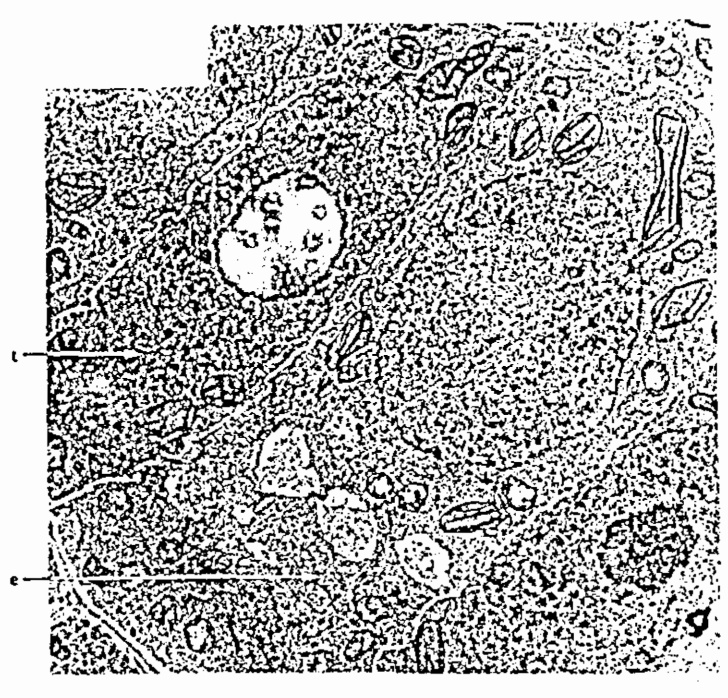
وفي نبات Hydrocharis، تعتبر الخلايا الشعرية خلايا مهمة جداً. لا تنقسم، على النقيض من الخلية الكبيرة المجاورة التي تنقسم عدة مرات، ولكن تستمر انـويتها في تكوين DNA. وهذه النتائج تصبح عديدة الصبغيات الداخلية، وأنويتها كبيرة مقارنة



(شكل 2-9) تكوين الشعيرات الجذرية في بشرة Hydrocharis. (أ) صورة مجهرية لجزء من منشأ البشرة توضح الانقسام غير المتساوي للخلايا. الناتج الصغير الاقرب لهذا الانقسام، الذي يصطبغ بكثافة أكثر، هو الشعيرة الجذرية (t)؛ الناتج الكبير هو خلية البشرة. (e) 1200x.

(From Cutter and Fledman, [128], Fig.4, p.193.).

(ب) صورة مجهرية الكترونية لمنشأ بشرة الخلية في الطور النهائي للانقسام غير المتساوي يعطي الشعيرات الجذرية (t). الجذر (W) بين الخليتين البنويتين، التي لم يكتمل تكوينهما، منحنية كثيراً. الصور النموذجية لانقسام الفتيلي غير المتساوي من هذا النوع. 6000x.



(شكل 2-10) صورة الكترونية للشعيرة الجذرية (t) خلية البشرة المجاورة (e) مباشرة بعد الانقسام غير المتساوي لخلية منشأ البشرة في جذر Hydrocharis. خلية البشرة اكثر تحوصلاً من الشعيرة الجذرية. 6120x.

بالخلايا المجاورة؛ والأنوية العديدة الصبغيات تحتوي على الكمية العادية للصبغيات الأحادية من DNA. وعلى مسافة من قمة الجذر تحتوي الخلية الشعرية على 8 مرات من DNA مقارنة بالخلايا المجاورة. واستمرارية تكوين DNA درست بقياس امتصاص ضوء الأنوية المصبوغة بكاشف فيولجين Feulgen بواسطة مطياف مقياس الضوء الدقيق microspecho photometer، الذي يسمح بالمقارنة بين الأنوية، وبواسطة امداد الجذور بالتايميدين ـ ^{3}H. [129] وفي صور الإشعاع الذاتي يوجد الكثير من حبيبات الفضة على أنوية الخلية الشعرية. ومن المحتمل ان طبيعة تعدد صبغيات الخلية لا يتحكم مباشرة في التماين، ولكنه عبارة عن عامل يؤدي إلى النمو الهائل. والشعيرات الجذرية من هذه الأنواع عبارة عن خلايا كبيرة خصوصية، يصل طولها إلى حوالى 5 مليمترات.

وفي الأنواع الأخرى، ربما تتكون الشعيرات الجذرية من كل صف الخلايا، والتي تكون صبغتها أكثر كثافة من جاراتها (شكل 2-11)، أو من الخلايا الاقل تمايزاً.

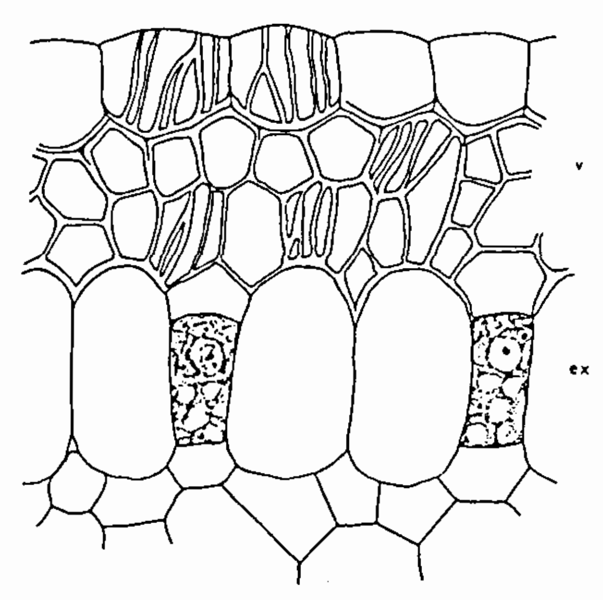
وفي الجذور الهوائية لبعض الاركيدات العالقة توجد بشرة متضاعفة أو غشاء Velamen، ويشتق هذا النسيج من بداءات البشرة وربما يصل سمكها إلى عدة



(شكل 2-11) قطاع عرضي في جزء من جذر الفجل، موضح الشعيرات الجذرية الكثيفة الصبغة، التي تتكون من صفوف طولية. rc، غطاء الجذر؛ (t)، الشعيرة الجذرية 500x

(by courtesy of M. J. York.)

خلايا. والخلايا متينة وخالية من المحتويات، وتدعم جذر الخلية بواسطة حزم من اللجنين، وفي الجانب الداخلي للغشاء توجد طبقة متخصصة من الخلايا تشتق من منشأ القشرة وليس من منشأ البشرة، وبذلك ربما تعتبر كطبقة خارجية للقشرة، exodermis (شكل 2-12). وتتكون هذه الطبقة من خلايا طويلة وقصيرة متبادلة؛ والخلايا الطويلة تصبح سميكة الجذر على أسطحها القطرية ومماساتها الخارجية، ولكن تبقى الخلايا الصغيرة رقيقة الجذر وتسمى خلايا المرور. وفي بعض الأنواع النباتية، نجد أن الغشاء المتاخم لخلايا المرور متخصص بطرق مختلفة؛ ومعرفة سبب هذا ربما يتطلب البحث. وهكذا نجد أن القشرة الخارجية تشغل أماكن محددة بين الخلايا الرقيقة الجدر للقشرة من ناحية، وخلايا سميكة الجدر الغشائية من ناحية أخرى؛ ومن هذه الناحية، كما في النسيج الأصلي، تتشابه مع الإندودرمس (انظر تحت)، وبالطبع نجد أن الإندودرمس والبشرة الخارجية غالباً ما تكوّنان صورة مرآة على الجانبين المتقابلين للقشرة[533]. وجدير بالملاحظة أن جدر التماس في النسيجين تشبه الأنسجة التي تتاخمها؛ أي خلايا الإندودرمس وهي سميكة على جدر التماس الداخلية، تلك التي على البشرة الخارجية على الجدار الخارجي،



(شكل 2-12) قطاع عرضي لجزء من الغشاء (v) والبشرة الظاهرية (ex) للجذر الهوائي للاركيد، تحتوي خلايا الغشاء على تغليط على الجدر. خلايا المرور الاصفر للبشرة الظاهرية موضحة مع محتويات الخلية.

(From Fritsch, F.E. and Solisburg, E.J. (1961) plant form and function, Bell and Sons, London, Fig. 64, p.112.).

والسبب في هذا غير معروف، ولكن ربما يكون ناتجاً عن العوامل الميكانيكية.

ويعتقد بأن وظيفة الغشاء هي حماية النسيج، كما تمنع فقدان الماء من خلايا القشرة الحساسة للجذور الهوائية المعراة. وحقيقة أن الأنسجة القمية للجذر نادراً ما تكون محمية بواسطة الغشاء الناضج، على الرغم من أنهما متساويان في التعريض إلى التجفيف، مما يقترح بأن هذه الخاتمة ربما تتطلب إعادة فحصها أو دراستها. ويعتقد في السابق بأن خلايا الغشاء أيضاً تمتص وتحتفظ بالماء الممتص من الجو، وتشير الدراسات الحديثة، إلى أن الغشاء الناضج والقشرة الخارجية غير منفذين للماء والمحاليل [152].

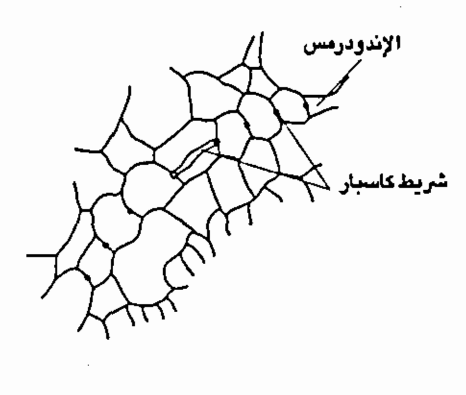
القشرة (Cortex)

في غالبية الجذور نجد أن القشرة عبارة عن خلايا برنشيمية. وأثناء النمو يزداد كثيراً حجم خلايا القشرة المتمايزة قبل أن يكون التحوصل واضحاً. وفي بعض الجذور، وفي الخصوص بعض النباتات المائية، نجد أن خلايا القشرة مرتبة على نحو منتظم، قطرياً وفي الدوائر المركزية. ربما توجد بجلاء المسافات البينخلوية، وتظهر بوضوح في أنواع النباتات المائية، حيث تكوّن نوعاً من البرنشيمة الهوائية. وغالباً ما تحتوي خلايا القشرة على نشا، وفي بعض الأحيان على بلورات. والسكلرنشيمة أكثر شيوعاً في جذور نباتات ذوات الفلقة الواحدة مقارنة بنباتات ذوات الفلقتين. وميزة القصيبات الشعرية الموجودة في جذور الهولة Monstera التي تتكون من خلايا صغيرة، غنية بالبروتوبلازم والتي تتكون في نهاية سلسلة خلايا القشرة. [46] ووجود الكولنشيمة في جذور الهولة يعطينا أحياناً مثالاً جيداً. والطبقة الأبعد أو طبقات القشرة، الموجودة تحت البشرة مباشرة، ربما تتمايز كقشرة خارجية، نوع من تحت بشرة hypodermis، بها جدر مسوبرة. والطبقة الأقرب للقشرة غالباً ما تتمايز كأندودرمس. ولقد تبين أن هذه الطبقات متشابهة في كيمياء النسيج إلى حد ما [533].

الإندودرمس (Endodermis)

تمايز الإندودرمس مهم جداً حيث تشتمل على طبقة واحدة من الخلايا المختلفة فسيولوجياً وفي التركيب والوظيفة عن تلك الخلايا التي على الجانبين. ولقد أوضح Van fleet وآخرون أن انزيمات البروكسيديز واكسيديز السيتوكروم واكسيديز البوليفينول وأنزيمات أخرى عديدة يمكن تكشفها من الإندودرمس النامي؛ هذه الأنزيمات غير مقصورة على خلايا الإندودرمس، ولكن من المحتمل أن توجد هناك في تركيزات مختلفة أو في أماكن مختلفة في الخلية. ولقد ادعى Van fleet أن طرق الكيمياء النسيجية توضح على الأقل 14 نوعاً مختلفاً من الإندودرمس. وفي خلايا

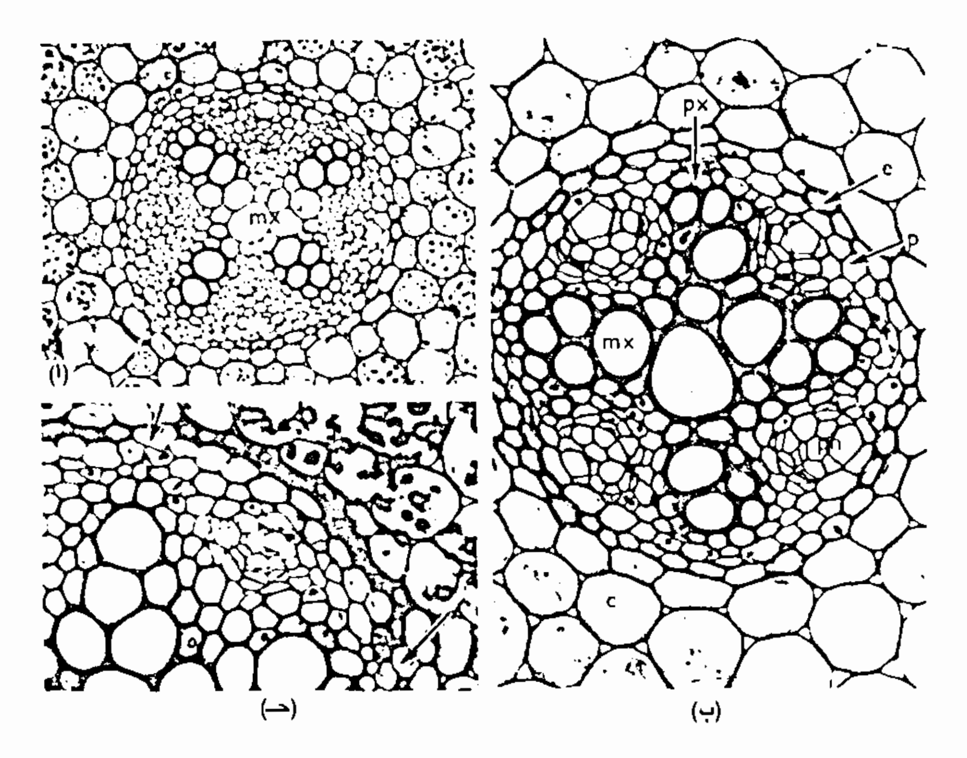
الإندودرمس الفتية نجد أن حزمة من السيوبرين، شريط كسبار، يمر قطرياً حول الخلية وهكذا نجده في الجدر القطرية في القطاعات العرضية للجذور (شكل 2-13). وترسب السيوبرين، الذي تتصل به بروتوبلاست الخلية، وتستمر عبر الصفيحة الوسطى للجدر القطرية، ولكنها غير موجودة في جدر التماس. ويعتقد أن شريط كسبار يبذل تحكماً حول حركة المواد في الجذر، ولكن وظيفة الإندودرمس لا زالت غامضة إلى حد ما. ومن المحتمل أن المواد المحدودة التوزيع بواسطة الإندودرمس تشتمل على اكسينات طبيعية. وفي بعض الجذور نجد أن خلايا القشرة الخارجية تحتوي أيضاً على اشرطة كسبار [533]. ولقد أوضحت الدراسات الحديثة للمجهر الالكتروني وجود تغليظ الجدار في منطقة شريط كسبار. وهنا نجد أن البلازماليما سميكة وتلتصق بجدار الخلية بقوة، بينما نجد أن الروابط البلازمية موجودة بين الإندودرم والقشرة وخلايا البريسيكل، ولم تظهر الروابط البلازمية في منطقة شريط كسبار.



(شكل 2-13) جزء من قطاع عرضي للجذر الفتي للخيار، يوضح نمو الإندودرمس مع أشرطة كسبار.

وفي الجذور التي لم تتم بالتغليظ الثانوي نجد تكون شريط السيويرين فوق كل الجدار الداخلي لخلايا الإندودرم؛ وفيما بعد يترسب التغليظ السيليولوزي على الجذور الداخلية للماس والجذر القطرية للخلايا (شكل 2-14 ب) والذي غالباً ما يصبح ملجننا.

وتظهر أيضاً دراسات المجهر الالكتروني طبيعة تغليظ جدار الإندودرمس، ويبدأ تكوين التغليظ للجدار غالباً في خلايا الإندودرمس في الأمكنة المقابلة للخشب الأولى (شكل 2-14 حـ). وطبيعة هذا التمركز التي تحفز تكوين تغليظ الجدار لم تفحص بشيء من التفصيل.



(شكل 14-2) قطاع عرضي لجذر الحوذان. (أ) جذر فتي، يوضح الاسطوانة الوعائية الرباعية الأذرع محاط بخلايا برنشيمية تحتوي حبيبات النشا. الخشب التالي (mx) لم تتمايز بعد. x 50 جذر مسن قليلاً يظهر فيه النسيج الوعائي الكامل التمايز. جزء فقط من الإندودرمس (يتطابق مع مكان اللحاء) سميك الجذر. (ب)قشرة: e، إندودرمس: mx الخشب التالي؛ p، البريسيكل؛ ph، اللحاء؛ px الخشب الأول. x 250.(جـ) الجدر المسنة، والتي فيها خلايا الإندودرمس سميكة الجدر باستثناء خلايا المرور (معلمة بأسهم) خارج أقطاب الخشب الأول. x 250.

البريسيكل (Pericycle)

ويتكون البريسيكل غالبا من طبقة واحدة من الخلايا البرنشيمية التي تقع مباشرة داخل الإندودرمس خارج أنسجة الحزمة (شكل 14-2 ب). وتشتق من بعض بداءات المرستيم. وتحتفظ بقدرتها على النمو المرستيمي، وتكوّن منشأ الجذر الجانبي، وأجزاء من الكامبيوم الحزمي (المرستيم الجانبي الذي يعطي الخشب الثانوي واللحاء) لذلك فالمرستيم هو الذي يعطي الفلين، الكامبيوم الفليني. وخلايا البريسكيل، تشبه خلايا المرستيم القمي، ودائما تكون ثنائية الصبغيات، إلا أن الأنسجة المجاورة ربما تظهر درجات متفاوتة من تعدد الصبغيات [521]. والبريسكيل يسمى في بعض الأحيان كامبيوماً محيطياً.

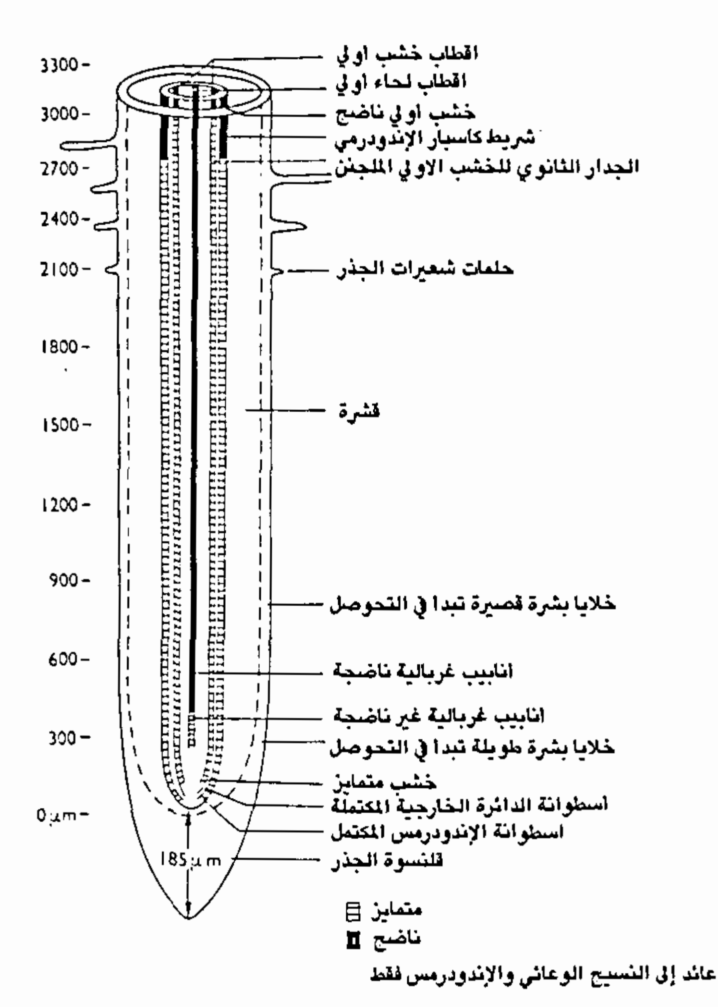
الأنسجة الوعائية (Vascular Tissues)

يشاهد النظام الوعائي الجذر في القطاع العرضي الذي يتكون من عدد متفاوت من الأشعة المثلثة الشكل للجدر ـ المغلظة وعناصر القصيبة الملجننة، تتبادل مع أقواس اللحاء الرقيقة الجذر (شكل 2-14 أ وب). وفي الجذر، على النقيض من الساق، نجد أن الخشب واللحاء لا يقعان على نفس القطر. وربما يكون الخشب قلباً مركزياً صلباً، أو ربما يوجد برنشيمي أو سكلرنشيمي، كما في جذور الكثير من نباتات الفلقة الواحدة. والجذور التي تحتوي 1 ,2 ,3 ,4 ,5 وأذرع كثيرة من الخشب تسمى على الترتيب أحادية الحزم وثنائية الحزم وثلاثية الحزم ورباعية الحزم وخماسية الحزم وعديدة الحزم.

وفي الجذر، نجد أن اتجاه تمايز الكامبيوم الأولي من النسيج المسن، الأكثر نضجاً ناحية قمة الجذر، أي قمي التعاقب. ويتكون في الكامبيوم الأولي من خلايا مرستيمية كثيفة الصبغة التي تستطيل في الخط الطولي للعضو الذي توجد فيه. ومن هذه الخلايا يتمايز تدريجياً الخشب الناضج واللحاء الناضج. ويعتبر مركز الاسطوانة كامبيوماً أولياً، على أية حال يتمايز النخاع المركزي تدريجياً. والبديل، المنطقة التي سوف تتمايز كنخاع تسمى المرستيم الأساسي ground meristem [168]. يمكن دراسة تمايز عناصر الحزمة على نحو ملائم من القطاعات العرضية المأخوذة على مستويات مختلفة البعد من قمة الجذر، أي متجهة نحو قاعدة الجذر (أي في تعاقب قاعدي). ومثل هذه القطاعات تسمح بدراسة تمايز الخلايا بالنسبة إلى المكان والزمان. ويستمر الجذر في النمو قمياً، والأنسجة التي ترى في القطاع على مستوى معين خلف القمة سوف تتغير وتتمايز ثانية إذا تركت لتنمو لفترة ثانية من الزمن. ويمكن دراسة التمايز المستمر للنسيج أيضاً في القطاعات الطولية (شكل 2-15).

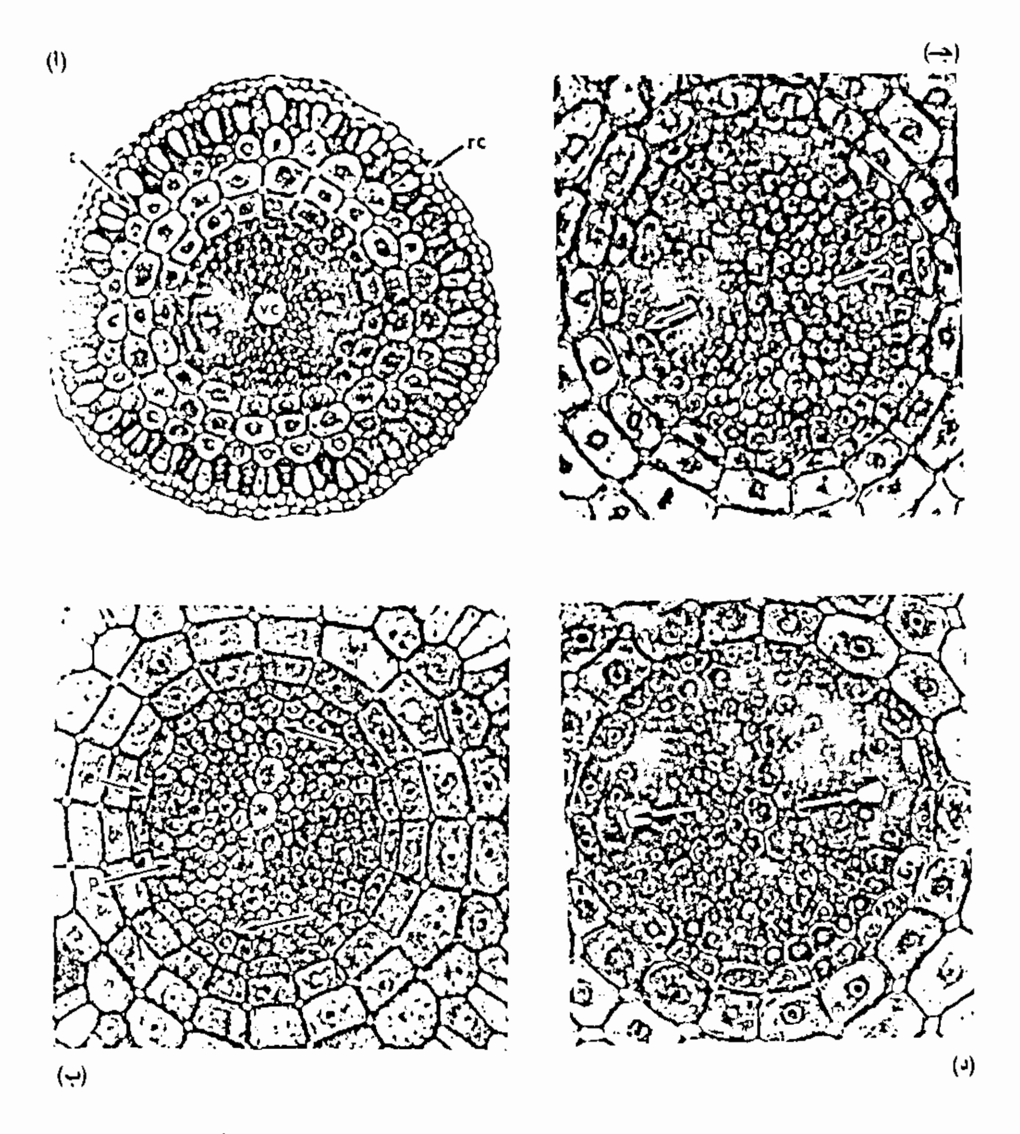
والعناصر الوعائية الأولى التي تصبح متميزة في القطاعات أخذت خلف قمة الجذر هي الخشب النامي غير الناضج لعناصر الوعاء. وهذا يظهر في القطاع العرضي (شكل 2-16 ب) كبيراً، وخلاياه متحوصلة إلى حد ما. وفي المستوى الأقرب قليلاً للجذر تظهر في القطاع العرضي الأنابيب الغربالية الأولى لتمايز اللحاء الأولي كخلايا ذات زوايا تخلو من محتوياتها تدريجياً (شكل 2-16أ و د). وقريباً جداً عبر الجذر تتميز العناصر الملجننة للخشب الأولى عند محيط أشعة الخشب؛ وعناصر الخشب النامي المستقبلية، على الرغم من أنها متميزة بوضوح، إلا أنها لا زالت غير ناضجة وغير ملجننة على هذا المستوى في الجذر. والخشب في جذر مغطاة البذور خارجي الحزمة Exarch، أي يتمايز نحو المركز من محيط الاسطوانة الوعائية ناحية

المركز (شكل 2-16 ب)، والذي يتعارض مع داخلي الحزمة endarch أو خشباً طارداً من المركز لسوق مغطاة البذور. وفي جذور بعض ذوات الفلقة الواحدة يوجد عنصر خشب تالٍ واحد في المكان المركزي؛ وفي جذور أخرى توجد عناصر خشب تالية عديدة تحيط بالنخاع المركزي. ويتمايز الخشب واللحاء مثل الكامبيوم الأولي، في تعاقب قمي [165].



(شكل 2-15) رسم تخطيطي لقمة جذر الخردل موضح مستويات التمايز عند النضج للأنسجة المختلفة القريبة من قمة الجذر توضح المستويات لكل نسيج هو متوسط القياسات التي عملت على قطاعات من 15-20 جذر للبادرات النامية على ورقة ترشيح مبللة.

(From Peterson, [339] Fig.10, p.326, reproduced by permission on national Research Council of Canada).



(شكل 2-16) تمايز النسيج كما يرى في القطاعات العرضية لجذر الخردل. (أ) عند حوالى 450 مليميكرون من قمة جذر انبوبين غرباليين (الخلايا ذات الزوايا بدون محتويات مرئية) تمايزت في الاسطوانة الوعائية (vc). طبقتان مر غطاء الجذر (rc) تغطي البشرة، التي تتكون من الشعيرات الجذرية (t) و خلايا بشرة عادية. القشرة د تتكون من خلايا منتظمة وبها مسافات بينخلوية. 150x. (ب) قطاع 60 مليميكرون من القمة. تشير الأسهم إلى الطبقة الخارجية، عناصر الخشب الأول لصفيحة الخشب الثنائية الأذرع لا زالت تتمايز. (ج). الأندودرم؛ p، البريسيكل. x 300. (جـ) حوالي 180مليميكرون من قمة الجذر.تشير الأسهم إلى العناصر الغربالية المتمايزة. x 300. (د) قطاع عرضي للاسطوانة الوعائية حوالى 450 مليميكرون من قمة الجذر. تشير الاسهم إلى التمايز الكامل للعناصر الغربالية للحاء الأول. x 300.

(From Peterson,[399] Figs.1, 4, 5, and 7. reproduced by permission of National Research Council of Canada).

والمسافة التي توجد خلف قمة الجذر والتي تتمايز فيها العناصر الناضجة للحاء الأولي والخشب الأولي تتفاوت طبقاً لمعدل نمو الجذر، والظروف الأخرى. وفي الجذور التي تنمو اصطناعياً في المزرعة المعقمة وجد أن هذه المسافة تتأثر بدرجة تهوية الوسط، بواسطة تركيز السكر، وبالعوامل الأخرى، [496] وكلها بالتالي تتأثر بمعدلات النمو. وعلى العموم، تتمايز الأنسجة قريباً من قمة الجذر في الجذور البطيئة النمو، ويتضح في بعض الجذور أن مستويات التنشئة والتمايز الأخير، أو نضج الأنسجة ليست لها علاقة ببعضها؛ [428] وتتأثر المستويات بمعدل النمو أكثر من المستويات الأولى للتمايز القابلة للإدراك. [246] وفي بعض الأنواع، يمكن إظهار أن تمايز كل الأنسجة المختلفة يتأثر بمعدل النمو للجذر، وعلى العموم، نجد أن نضجها لا زال يأخذ مجراه على النمط نفسه [399، 409].

والخشب الأول للجذر غالباً ما يصبح ناضجاً قريباً من منطقة الاستطالة، ونتيجة لهذا، ربما لا تتكون عناصر القصيبية التي تحتوي على أنواع حلزونية وحلقية من التغليظ الثانوي لجدار الخشب الثاني [168].

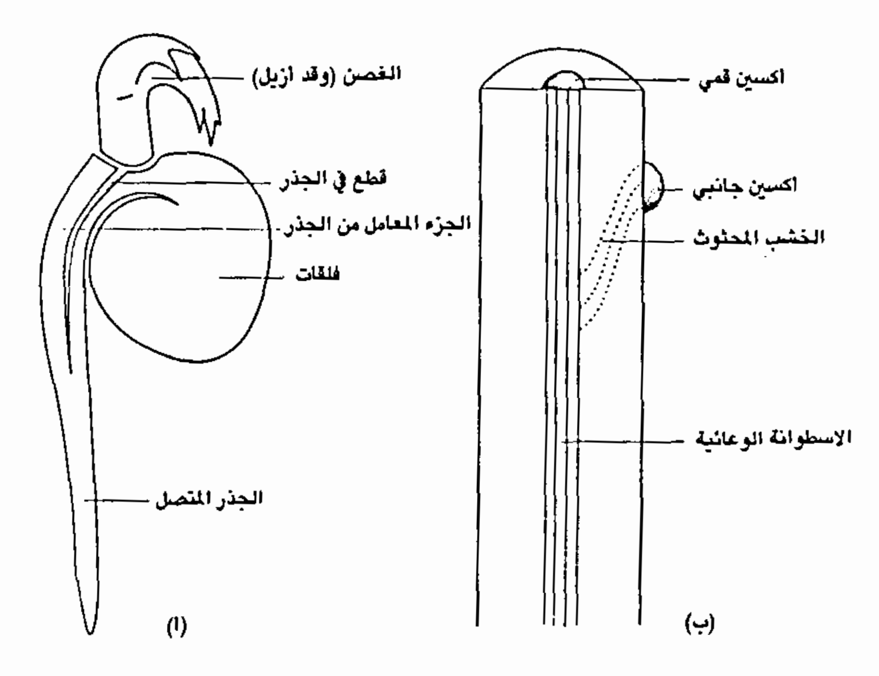
لقد أوضحت دراسات كيمياء النسيج أن نشاط البروكسيديز موجود في غطاء الجذر خصوصا، والبشرة المتمايزة والنسيج الوعائي المبكر. وبعد معاملة الجذر بأندول حامض الخليك نلاحظ زيادة تحفيز البروكسيديز في خلايا النسيج الوعائي [276]. وهذه الملاحظات ربما لها قيمة في تفسير تأثيرات عديدة لأندول حامض الخليك على أنسجة الجذر، ومع ذلك نجد أن وظيفة البروكسيديز نفسها غير واضحة.

العوامل التي تتحكم في تمايز الخشب في الجذور
(Factors Controlling Xylem Differentiation in Roots)

وفي التجارب الحديثة على جذور البازلاء، أوضح Sachs [440، 442] أن انتقال الأكسين من الغصن ربما يكون مهماً في التأثير على التمايز الوعائي في الجذور. وتشتمل هذه التجارب على تمايز خلايا برنشيمية القشرة كعناصر قصيبية تحت تأثير مصدر الأكسين. (اجريت تجارب من هذا النوع، على الغصون، ونوقشت في الجزء الأول، [127] فصل 8). وفي التجربة الأولى التي أجراها Sachs [440] والتي فصل فيها الجذر عن غصن بادرات البازلاء. وطعم الاثنين هي مغامرة أخرى. فتكوّن اتصال بين الخشب على كلا الجانبين للقطع في أيام قليلة بواسطة تمايز خلايا البرنشيمة كخلايا خشبية. وإذا منع التطعيم من التلامس، نجد أن الخشب يتمايز فقط على

جانب الجزء المقطوع للغصن. وحيث أن تأثير الغصن يمكن أن يستبدل بواسطة 1% من اندول حامض الخليك في عجينة اللانولين، فقد استنتج أن الغصن يمد عادياً بمنبه يعمل على تحفيز الخشب، ومن المحتمل أن يكون أكسيناً، في الجذر. ولقد اقترح sachs أن الجذور اساسية وتعمل كفيض للمنبهات التي تأتي من الغصن، وأن الخشب يتكون على طول طريق المنبه، بقدر ما هو معلوم فيما تعمله السوق المجروحة. (انظر الجزء الأول).

وفي تجارب أخرى شق Sachs جزئياً [441] جذور بادرات البازلاء المقطوعة الرأس طولياً بطريقة ما بحيث يبقى الاتصال بين النصفين خلال قمة الجذر (شكل 2-17). وإذا أضيف اندول حامض الخليك في اللانولين إلى جانب نصف الجذر، نجد أن خلايا القشرة تتمايز كخشب وأن حزمة الخشب تكوّن اتصالاً مع النسيج الوعائي للجذر الموجود أصلاً. وإذا اضيف أ ح خ إلى الجذر ليس جانبياً فقط، ولكن أيضاً على الطرف المقطوع للاسطوانة المركزية، نجد أن الحزمة المحفزة لا تتصل بالاسطوانة المركزية. ولقد استنتج Sachs [441] أن حزمة الخشب سوف تنمو ناحية



(شكل 2-17) . النظام المستعمل في تجارب حث الخشب في جذور البازلاء. (أ) بادرات عمرها 3 ـ أيام، توضح القطع المعمول لفصل نصف الجذر المستعمل في التجارب. يبقى متصلاً بالفلقات خلال الجزء الأبعد المتصل للجذر. (ب) السطح المقطوع للجزء المعامل. المكانان المضاف اليهما الاكسين معلمان.

(After Sachs, [441] Fig. 1, p.785).

نسيج الاسطوانـة الموجـودة أصلاً، إذا كـان هذا خـالياً من مصـدر الأكسين فقط. وتحت هذه الظروف تبين أن الأنسجة تعمل كفيض جذاب لمصـدر جديـد للأكسـين. وعلى النقيض، تثبط حزم الخشب من التكوين في منطقة النسيج الوعـائي الذي زود بالأكسين.

وبتكرار هذه التجربة، استعمل Sachs نصف الجذور، كما في التجربة السابقـة، ولكنه أزال الاسطوانة المركزية الأصلية للنسيج الوعائي. وتحت هذه الظروف، فـإن اضافة أ ح خ جـانبياً تحفـز حزم الخشب المتصلـة مع النسيـج الوعـائي في الجزء المتصل بقمة الجذر. وإذا أضيف القسمان من الأكسين في مراكـز مختلفة، وإحـدى الاضافات تسبق الأخرى بأسبوع، نجد أن الحـزم أو الخيوط الجـديدة تتصـل مع الخيوط الأولى. وفي الأنسجة الخالية من النسيج الوعائي العادي، نجـد أن الخلايـا التي قد بدأت في التمايز كعنـاصر وعائيـة تجذب المنبـه المحفز ـ الأكسـين ـ وتمنع تمايز الخلايا المجاورة كعناصر خشبية.

وهذا الاكتشاف دعا Sachs [440] إلى الاستنتاج أن منبه تحفيز الخشب المتكون في الغصن يتحرك إلى أسفل إلى الجذر خلال نظام الاسطوانـة، وتحت ظروف التجـربة نجد أن الخشب يتكون على طول طريق المنبه. ومن المحتمل ايضاً وجود عامـل فعال في التمايز العادي للخشب في الجذر. وتشير تجربة Torrey [517] على مزرعة قمم جـذر البازلاء أن التأثير القادم من الغصن ليس ضرورياً لتمايز الوعاء.

انماط تمايز الوعاء (Patterns of Vascular Differentiation)

ونمط النظام الجميل للأنسجة الوعائية هو إحدى الصور المميزة للجذور، ويعتبـر مثالاً جيداً للتنظيم المتماثل لكثير من الأعضاء والأنسجة النباتيـة. فما هي العـوامل التي تتحكم في نظـام هذه الانمـاط المتميزة؟ في عـام 1952 قدم Turing [532] نظـريته حيث حاول شرحها، بالاصطلاحات الرياضية، كيف يمكن للنمط أن يتكـون في النظام المتجـانس مبدئيـاً. وفي هيئتـه البسيطـة يشرح هـذا إلى أي مـدى يمكن للمـادتـين المتكونتين وراثياً وموادهـا الايضية المـزاملة أن تتـوزع أو تتجمع في نمط غـير مرئي يوصف «بالموج الثابت». وتوزيع المواد يمكن أن يكون الأساس لتكوين النمط المرئي للاعضاء أو الأنسجة.

هـذا الاحتمال الـرياضي غـير مشكوك فيـه، ولكن بيـولـوجيـاً إلى الآن لم يظهـر بوضـوح؛ وبالطبع، نجد أن التقنية لهذا لم تتوافـر إلى الآن. ولقد اقتـرح Bünning أن النمط الوعائي ربما ناتج من العوامـل التي تحفز تمـايز الخشب الأقـرب لعناصر

الخشب التي تمايزت، في الخطوط القطرية والطولية، وتثبط تمايز اللحاء، التي تظهر بقدر ما هو محتمل من مجاميع الخشب (إلى أن يتم أولاً ترسيخ تمايز الخشب التالي). ولقد أشار Thimann إلى أنه من غير المحتمل أن المواد المنتشرة مثل الأكسين أو الفيتامينات يمكن أن تكون فعالة في الأنظمة التي من هذا النوع، حيث إنه لا يمكن حدوث منحدر التركيز الحاد. ومن المحتمل أن يشتمل على المركبات عالية الوزن الجزيء. وافتراض Bunning's[71] مقترح للنقص على أسس أخرى [169].

وعلاوة على ذلك، توجد أدلة تجريبية على أن الهرمونات التي من نوع الأكسين تستخدم بطريقة ما في ترسيخ النمط الوعائي، وهذا الاحتمال غير مباشر، خلال تأثيراتها على المرستيم القمي.

وعلى الرغم من أنه يتضح أن ذلك ليس حقيقة لكل الأنواع النباتية، فمن المعروف منذ زمن طويل عند كثير من النباتات وجود علاقة عامة بين العدد الحقيقي لأشعة الخشب وأقواس اللحاء وقطر الجذر [545]. ولقد اقترح أن العوامل التي تتحكم في الظاهرة يجب أن تبحث في المرستيم القمي للجذر، حيث تنشأ الأنسجة. وبعض التجارب الحديثة على الجذور المقطوعة للمزرعة المعقمة تجسد هذه الفكرة.

وقدرة Torrey [517] على إنماء 0.5 مليمتر من قمة جذور البازلاء في وسط اصطناعي مغذٍ، حقيقة مهمة جداً في حد ذاتها، حيث إن جزءاً كبيراً من هذه المنطقة تشغله أنسجة غطاء الجذر والمركز الهامد، والذي ينقسم ببطء نسبياً. وعند قاعدة 0.5 مليمتر لقمم الثلاثي الحزم للنظام الوعائي المميز لجذر البازلاء ترسخت مباشرة، ولكن لا يوجد تمايز للعناصر الوعائية. وفي بعض هذه الجذور النامية في المزرعة، يوجد تحور مؤقت للنظام الوعائي إلى حالة الآحادي الحزم أو الثنائي الحزم.

وفي التجارب التي استعملت فيها القمم المشطورة لجذر الخردل، أوضح Reinhard [422] أن عدد مجموعات الخشب يمكن أن تتحور. وتتجدد أنواع نباتية جديدة من النصفين، وتتكون جذور جديدة. وفي بعض الأحيان نجد أن كلا النوعين ثلاثية الحزم، بدلاً من الحالة العادية الثنائية الحزم، وأحياناً نصف ثنائي الحزم والنصف الآخر ثلاثي الحزم.

ولقد وطدت هذه التجارب نقطتين هامتين. (1) وكما أشارت الدراسات الملاحظة، أن النمط المتكون بواسطة الأنسجة الوعائية النامية ناتج بالتأكيد عن نشاط المرستيم القمي، وليس ناتجاً عن التأثير المحفز من الأنسجة الوعائية المسنّة، حتى أن التمايز الحقيقي للأنسجة هو قمي التعاقب. (2) وفي تجارب Torrey، يتضح أن

التنظيم القطري للأنسجة الوعائية الابتدائية، أي عدد حزم الخشب واللحاء لها علاقة بأبعاد المرستيم القمي على المستوى الذي يبدأ فيه حدوث النمط.

والاستنتاج الأول لهذا الاحتمال أيضاً تؤيده بعض التجارب التي أجراها Bünning [71 ، 70]. فقد قطع 2 مليمتر من قمة الجذور، وأديرت بزاوية، ووضعت ثانية على الجذع الباقي من نسيج الجذر المسن. والأنسجة الوعائية التي تكونت في قمم الجذر تتكون خارج خط أنسجة الأجزاء المسنة للجذور. وهنا أيضاً يحدد النمط الوعائي بوضوح من القمة وليس بواسطة الأنسجة الوعائية الموجودة أصلاً. بل كما أشار Esau إلى حدوث بعض التمايز للأنسجة الوعائية في القمم التي يصل طولها إلى 2 مليمتر.

وفي تجارب أخرى لمزرعة الجذور، نجد أن النمط الوعائي قد تغير بطريقة مختلفة، ولقد وجد Torrey [518] أن المرستيمات القمية الجديدة التي قد تجددت على جذور البازلاء المقطوعة الرأس والموضوعة في وسط يحتوي على تركيزات مناسبة من أ ح خ، تمتلك نظاماً وعائياً متماثلاً سداسي الحزم، أي أن واحدة فيها، حزم خشب ولحاء، بدلاً من ميزة 3 حزم العادية لجذور البازلاء وتلك التي تكونت في وسط الكنترول. ويحتفظ بالنظام السداسي الحزم طالما أن الجذور موجودة في الوسط الذي يحتوي على أ ح خ، ولكن إذا نقلت الجذور إلى وسط الكنترول بدون أ ح خ فإنها تنقلب تدريجياً إلى النمط الرباعي الحزم أو الثلاثي الحزم. وبعد النقل إلى وسط الكنترول نلاحظ أن جذر الثلاثي الحزم تكوّن أنماطاً وعائية متماثلة من الخماسي الحزم والرباعي الحزم قبل الوصول إلى الحالة النموذجية الثلاثية الحزم.

وتتفق هذه النتائج مع الاستنتاجات السابقة، لأن قطر اسطوانة الكامبيوم الأولى للجذور السداسية الحزم عند مستوى تكوين النمط أكثر من الجذور الثلاثية الحزم. ويقترح أن الأكسين المضاف اصطناعياً له تأثير أكبر على حجم منطقة المرستيم. وهذا ممّا يزيد في قطر منطقة النمط المتكون وهو كاف للتقليل من التأثير المثبط للحزمة الوعائية الواحدة كما أوضحه Sachs [441]. وهذه خطوة معقولة للافتراض بأنه تحت الظروف العادية للنمو يمكن التحكم في أقطار مرستيم الجذر بواسطة الأكسين الداخلي في الجذر أي بالأكسين الموجود داخل الأنسجة.

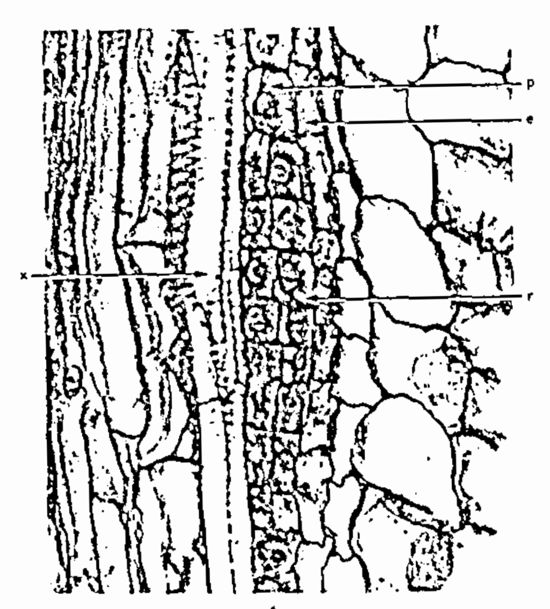
وفي التجارب اللاحقة لتجديد قمم الجذر، أوضح Torrey [520] أنه أضيف الكينتين، بالإضافة إلى أ ح خ، بتركيز معين فإننا نجد أن استطالة الجذور تثبط، وأن نمطاً وعائياً متحد المركز يشبه الأنسجة الوعائية الثانوية، يحفز. وهذا ناتج عن الزيادة في قدرة بعض الخلايا على الانقسام.

وتشير هذه التجارب إلى أن مواد النمو، وحدها أو باتحـادها مـع مواد مختلفـة، مهمة في التحكم في مركز وكمية انقسام الخلية في مرستيم قمة الجـذر، وهذا بـالتالي يمكن أن يؤثر على النمط الـوعائي. ومن المهم الكشف عن مـركز إنتـاج الهرمـونات الداخلية في الجذر. ومن المحتمل أن المنطقة الطرفية، وخصوصاً المركز الهامد، ربما يُكوِّن مركز الإنتاج المواد المستخدمة [520]. ولقد رأينا بأن خلايا قلنسوة الجذر تمارس بعض التحكم في توزيع المواد الهرمونية المستخدمة في الانتماء الارضي. ومن المحتمل أن تأثير قلنسوة الجذر على التحكم في النمط الوعائي له مفعول أيضا مما يدعونا آلى بحثه الآن.

ونتائج هـذه التجارب تعطينـا بعض التفسير للعـوامل التي تتحكم في عـدد حزم الخشب واللحـاء في الجذر، ولكنهـا لا تشرح تمايـز بعض خلايـا الكـامبيـوم الأولى كعناصر خشبية ومكونات أخرى كلحاء. وتشير تجارب نسيـج كالاس السـاق إلى أن التوازن بين الأكسين وتركيـز السكر مهم في التحكم في تمـايز هـذه العناصر (انظـر الجـزء الأول الفصلان 8 و9)، نجـد أن اللحاء والخشب لا ينتظمـان قطريـاً ولكنهمـا يتبادلان مع بعضهـما أثناء النمـو الابتدائي. وربمـا نكون الآن قـد اقتربنـا من فهم العوامل التي تتحكم في تمايز الوعاء، كنتيجة لتجمع المـلاحظات الـدقيقة والأبحـاث التجريبية. والمطلوب معلومات أوفر، عن مراكز تكـوين المواد المستخـدمة وعن آليـة توزيعها (ربما في «الموجات الساكنة») داخل الجذر.

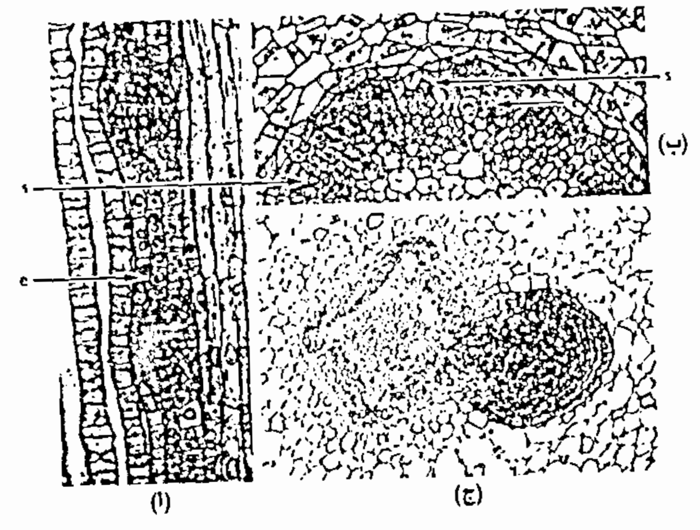
منشأ الجذور الجانبية (Origin of Lateral Roots)

في النباتات الزهريـة، يتكون منشـأ الجذور الجـانبية في البـريسيكل، ولـو أنه في بعض الأنـواع تشترك الإنـدودرمس في تكـوينهـا. وفي نبـات السرخس والنبـاتـات السرخسية الأخرى تنشأ الجذور الجـانبية في الإنـدودرمس. وهكذا نجـد أن منشأ الجذور الجانبية يمتلك قاعدة ـ عميقة، أو منشأ، داخلي الأصل endogenous يظهر إلى الخـارج بالنمـو خلال الكثـير من طبقات النسيـج؛ وهـذا يتنـاقض مـع المنشأ السطحي أو خارجي النمو exogenous، للورقة وغالبية منشأ البراعم (انظـر فصل 3). وفي ابتداء الجذر الجانبي تنقسم بريكلينيا خلايا المنطقة المتمـركزة للبـريسيكل على مسافة خلف قمة الجذر، أي بواسطـة الجذر المتكـونة المـوازية لسطـح الجذر. ويتبـع الانقسام الأول انقســام آخر في المستـويين البـريكليني والأحديـدابي (عنـد الزاوية القائمة لسطح الجذر) (الأشكـال 2-18 و 2-19 أ و ب) وخلايـا الإندودرمس ربما تنقسم أيضا. وهكذا تنتظم تدريجياً المجموعة الصغيرة من الخلايا المـرستيمية في مـرستيم قمي يشبه جـذر الآباء، ويـدفع طـريقـه خـلال القشرة والبشرة (شكـل



(شكل 2-18) قطاع عرضي في جذر القرطم، موضحاً مصدر منشأ الجذر الجانبي (r) بواسطة انقسام خلايا البريسيكل (p). (e) الإندودرم؛ (x) الخشب. x 600.

(by courtesy of Dr. T.E. Mallory).



(شكل 2-19) مصدر منشأ الجذر الجانبي. (أ) قطاع عرضي لجذر فكيتوريا يوضح منشأ الجذرين الجانبيين الناتجين عن انقسام البريسيكل وطبقات الخلية التي تحتها. الإندودرم (e) من المحتمل أنها تنقسم أيضاً. توجد فراغات هوائية واضحة في القشرة. x 250. (ب) قطاع عرضي لجذر فيكتوريا، موضحاً مصدر منشأ الجذر الجانبي بين العناصر الغربالية (s) اللحاء الأولى، أي مقابلة للخشب التالي. خلايا الطبقة الموجودة تحت البريسيكل تنقسم بريكلينيا (الأسهم) في المراحل المبكرة من تكوين الجذر. x 250. (جـ) قطاع عرض لجذر الصفصاف، موضحاً منشأ الجذر الجانبي الجيد التنظيم ينمو خلال قشرة جذر الاباء. *x 100*.

19-2 حـ). والسؤال فيما إذا كانت العمليات الأنزيمية تستخدم أم ما زالت الاجابة عنـه محل تنـاقض إلى حد مـا، ولكن تشير دراسـات المجهر الالكتـروني 51 إلى أن البروتوبـلازم المجاور لخـلايا القشرة يحطم بـواسطة نمـو الجذر. وتبقى جـذر هذه الخلايا وتحيط بمنشأ الجذر الجانبي النامي. ولقـد أوضحت دراسة تـوزيع أنـزيم B- جلو سيروفوسفتيز في جذور البازلاء أنها تشترك عموماً مع الخلايـا التي ستموت وتمر بمرحلة التحلل، وتشمل خلايا القشرة التي تحيط ببزوغ الجـذور الجانبيـة [464]. ويقترح وجود حويصلات مغلفـة متخصصة قـريباً من الـدكتيوسـومـات في الطبقـة الخارجية لخلايـا منشأ الجذور وربما تنتقل إنزيمات التحلـل إلى جدار الخليـة؛ 51 ومن ثم سوف تتحرك إلى الخارج وتهاجم خلايا القشرة المجاورة. وهذا موضوعٌ جيدٌ لدراسات لاحقة، وخاصة يظهر أن هذه المشاهدات تنطبق على منشـأ الجذر ولكن لا تنطبق على البراعم التي تنشأ داخلياً. وأخيـراً تتمايـز الأنسجة الـوعائيـة في منشأ الجـذر الجانبي، ويحـدث الاتصال بـين عناصر الخشب واللحـاء للجذور الجـانبيـة الأصلية.

يتكـون منشأ الجـذر الجانبي في أمـاكن متميزة بـالنسبة إلى خشب ولحـاء جذر الآباء. والجذور الثنائية الحزم غالباً ما تتكون بين الخشب واللحاء، والجذور الثلاثية الحزم والرباعية الحزم في أمكنة مقـابلة للخشب الأول (شكـل 2-19 حـ) والكثير من الجذور العديدة الحزم تقع مقابلة للخشب الأولي. وفي بعض البذور العديدة الحزم، تتكون الجذور الجانبية في مراكز مقابلة إلى الخشب الأول.

وفي جذور بعض الأنواع النباتية، وعدد من هذه الجذور يتبع النباتات المـائية [17]، ويتكـون منشأ الجـذر قريبـاً من قمة الجـذر، في المناطق المـرستيمية. وفي مثـل تلك الجذور نجد أن منشـأ الجذر الجـانبي متعدد ويتكـون في الأقرب وهـذا يثير سؤالاً حول ما إذا كانت تنتظم في أنماط منتظمة مقارنـة بتلك التي تتكـون بواسطـة منشأ الورقة في الغصن! وحديثاً تـوافرت بعض المعلـومات التمهيـدية حـول هذه النقطـة. وباستعمال جـذور الموز وخمسـة نباتـات أخرى من ذوات الفلقـة الواحـدة، التي لا يتكـون فيها المنشـأ قريبـاً من المرستيم، لقـد حلل Riopel [426، 427] ريـاضياً أقـرب مسافة مجاورة لمنشأ الجذر الجانبي. وتشير النتائج إلى أن منشأ الجـذر الجانبي لا ينتظم عشـوائياً، ولكن يتكـون من مركب غـير عشوائي، تـوزيع منتشر. ويتضـح أن بعض المراكز التي تقع مقابلة للخشب الأول اكثر تفضيلاً لمنشأ الجذر عن الأخرى، على أساس المكان السابق للمنشـأ. ولقد أوضحت دراسـات أخرى [350] أن الأنـواع النباتية التي لها الكثير من منشأ الجذر تكـون قريبـة من المرستيم، ويتكـون المنشأ أحيـاناً في القطـاعات المجـاورة للجذر، اي مقـابلـة للخشب الأول المجـاور أو قـوس

اللحاء، على نفس المستوى تقريباً. وهكذا يتضح أنه من غير المحتمل وجود إمكانية تثبيط كثير بين المنشأ من الخط الأفقي، في هذه الأنواع النباتية على الأقل. ويوجد منشأ الجذر الجانبي، في الخط الطولي على مسافات متساوية تقريباً في القطاعات المختلفة لنفس الجذر؛ وتتفاوت هذه المسافة إلى حد ما في الجذور المختلفة للنبات نفسه [350]. وتقترح هذه العلاقة أن مكان منشأ الجذر الجانبي يتأثر بواسطة الجذور الجانبية الموجودة أصلاً في نفس القطاع، وبواسطة المرستيم القمي نفسه، حيث إن المنشأ يتكون في القطاعات المختلفة على مسافة ثابتة تماماً من قمة الجذر. ونجد في الأنواع النباتية التي درست، أن العلاقة دقيقة بحيث تسمح التكهن بالمنشأ اللاحق.

ولقد شوهد تأثير المرستيم القمي بواسطة بحاث آخرين [519]، أوضحوا أن تفرع الجذر يحفز بواسطة قطع الرأس [521]. ولقد فشلت بعض الدراسات المتعلقة بدراسة العوامل التي تتحكم في تكوين الجذر الجانبي في الوصول إلى التمييز الهام بين التأثيرات على ابتداء أو على نمو المنشأ (البداية أو الأصل)، مما يصعب تفسيره.

ويتضح في الكثير من الجذور أن الأكسين هو أحد العوامل الضرورية لتكوين الجذر الجانبي، وهذا يحفز انقسام الخلية في بعض المناطق للبريسيكل. [521] وفي جذور البازلاء، توجد أدلة عن وجود عامل آخر بدلاً من الأكسين، يحفز تكوين الجذور الجانبية، يوجد في المناطق القاعدية المسنة للجذور وينتقل ناحية قمة الجذر[396، 397].

وتقترح التجارب الحديثة الأخرى بأن تحديد مراكز منشأ الجذر الجانبي، والمراحل المبكرة لتطورها، يمكن أن تتم بدون المراحل الأخيرة من الانقسام النووي والخلوي. وعند معاملة بادرات القمح بالكولشسين، الذي يسمح بتركيب DNA ولكن يمنع المراحل الأخيرة من الانقسام الفتيلي، نلاحظ تكوّن مناطق تشبه بداية الجذر، تسمى أشكال المنشأ Primordiamorphs، تتكون في الأمكنة العادية في البريسيكل. وتحتوي خلاياه على أنوية كبيرة بمقارنتها بالخلايا المجاورة، ولكن لا تنقسم. وعند إزالة الكولشسين، تمر أشكال المنشأ بالانقسام الخلوي وتنمو مكونة الجذور الجانبية [179]. وتركيبات مشابهة إلى حد ما تحفز في جذور الأنواع النباتية الأخرى بواسطة ترايفلورالين Trifluralin، المبيد العشبي. [36] ومن المحتمل أن البداءة التي تعتبر المنبه (أو المقداح) لانقسام الخلية في مناطق البريسيكل هي المحفز لتكوين الجذر الجانبي، وتتبع الأطوار اللاحقة في شكل برانّي المنشأة.

والأدلة المتوفرة والمتعلقة بالعوامل المستخدمة في تكوين الجذر الجانبي مرة

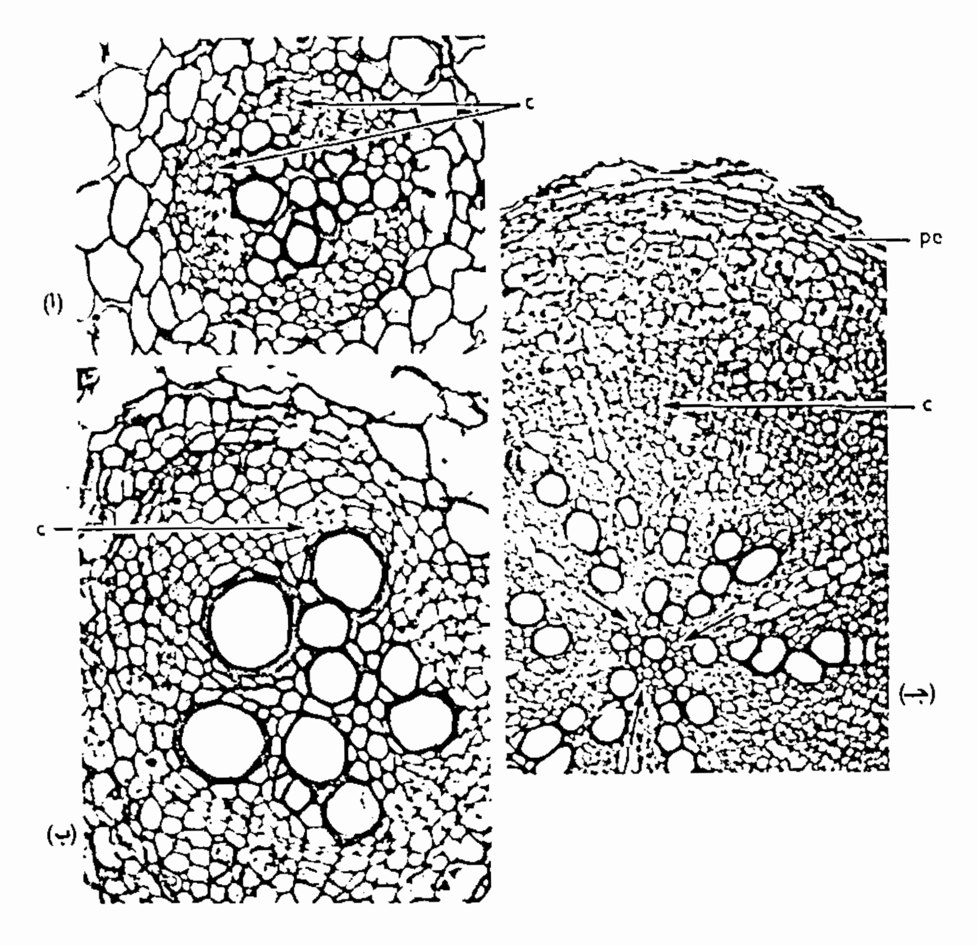
اخرى تظهر على أنها تورط المواد الهرمونية. وهذا يفسر الحاجة إلى معرفة الكثير حولها وتوزيعها في الجذر واسلوب عملها على المستوى الخلوي.

النمو الثانوي (Secondary Growth)

تمر جذور معراة البذور وغالبية نباتات ذوات الفلقتين بالنمو الثانوي، وأثناء ذلك يتكون الكامبيوم الوعائي Vascular Cambium ليعطي الخشب الثانوي واللحاء الثانوي، ويتكون الكامبيوم الفليني، ليعطى البريدرم. ونجد أن جذور النباتات اللازهرية الوعائية وغالبية نباتات ذوات الفلقة الواحدة لا تمر بالنمو الثانوي.

ينشأ الكامبيوم الوعائي من خلايا الكامبيوم الأولي التي تبقى غير متمايزة بين اللحاء الابتدائي والخشب الابتدائي. وهكذا تتكون في البداية من نسيج الأشرطة المقسمة. وبالتالي نجد أن خلايا البريسيكل المجاورة لأقطاب الخشب الأول أيضاً تعطي الكامبيوم، وتتصل هذه الحزم بالأشرطة الموجودة أصلاً لتكوّن نسيجاً متصلاً. وعند هذه المرحلة نجد أن الكامبيوم ليس أسطوانياً ولكنه ذو فصوص، يتبع حدود الخشب الابتدائي (شكل 2-20 أ). والكامبيوم المتكون من خلايا الكامبيوم الأول على الجانب الداخلي للحاء الأول يصبح نشطاً أولاً، ومن ناحية أخرى، يُكوِّن كمية كبيرة من الخشب الثانوي، إلى حين ظهور الكامبيوم في شكل دائري في القطاع العرضي (شكل 2-20 ب). وينقسم الكامبيوم بريكلينيا، مكوّنا اللحاء الثانوي متجهاً إلى الخارج وخشباً ثانوياً إلى الداخل. وهكذا يحدث النمط نفسه في كامبيوم الساق، مكوناً أسطوانات من الخشب الثانوي واللحاء الثانوي. وبالطبع، نجد أن تركيب الجذر المسن الذي يحتوي على كمية هائلة من النسيج الثانوي سطحياً يشبه النسيج الثانوي للساق، باستثناء الخشب الابتدائي حيث يمكن التمييز في الخشب الأول عن وجود خشب أول، النموذجي في الجذور ذي حزمة خارجية البداءة (شكل 2-20 حـ). وفي بعض الجذور، تعطى خلايا الكامبيوم المشتقة من البريسيكل نسيج الأشعة البرنشيمية. وعند حدوث النمو الثانوي الهائل في اللحاء الابتدائي، ربما تنسلخ خلايا الإندودرمس والقشرة والبشرة.

وبعد حدوث الانتاج للأنسجة الوعائية الثانوية في الجذر، يتلو تكوين البريدرم. وتنقسم خلايا البريسيكل بنشاط، ويتكون الكامبيوم الفليني في الطبقات الخارجية. ويتكون هذا من أسطوانة من النسيج الذي يقوم بوظائف متشابهة في الأسلوب مع الكامبيوم الوعائي، مكوناً الفلين Phellen في الناحية الخارجية للجذر، وتتكون القشرة الثانوية فيما بعد، مندفعة نحو المركز. وهكذا نجد أن خلايا هذه



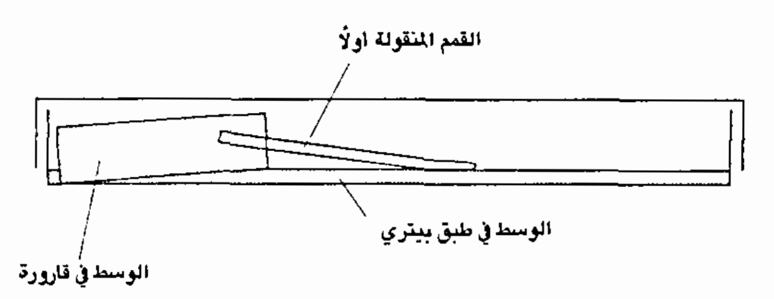
(شكل 2-20) النمو الثانوي في جذر البرسيم. (أ) المراحل المبكرة في النمو الثانوي، مع الكامبيوم (ج) لا زال يتبع حدود المثلث الثلاثي الخشب الابتدائي. 250. (ب) المرحلة الأخيرة، ومعه الكامبيوم (c) تكوين دوائر في القطاع العرضي لبعض الخشب الثانوي واللحاء.x 250.(جـ) قطاع عرضي للجذر المسن، والذي يحتوي على كمية هائلة من الخشب الثانوي واللحاء الذي تكوّن من الكامبيوم (c). أقطاب الخشب الأولى الأصلي (الأسهم) لا زالت متميزة. خشب محيطي لهذا هو ثانوي. منشأ البشرة (pe) موجود عند الخارج، القشرة والبشرة تنسلخ x 100.

الأنسجة تترتب قطرياً مع خلايا الكامبيوم الفليني، كما في الساق (انظر فصل 4). وغالباً ما تنسلخ الأنسجة الموجودة خارج الفلين.

لماذا تصبح خلايا الكامبيوم الأول الباقية في الجذر النامي نشطة وتعمل كنسيج مرستيمي نشط، والكامبيوم الوعائي، يعطي الخشب الثانوي واللحاء الثانوي، يعتبر سؤالاً مهماً. فمن المعروف، في سوق نباتات المنطقة الشمالية المعتدلة، يصبح

الكامبيوم نشطاً في وقت نمو البـرعم في الربيــع، يحفز بـواسطة الانتقـال القاعـدي للأكسين الذي تنتجه البراعم النامية (انظر فصــل 4). وحتى الآن، نجد أن القليـل معـروف عن العوامـل المسببة لتحفيـز نشاط الكـامبيوم في الجـذور، إلا أن Garner وAllard أوضحا[197] أن التغليظ الثانـوي يعتمد عـلى طول النهـار، وفي عام 1963، تـوسع Torrey في دراساته التجريبية باستعمال جذور البازلاء المقطـوعة بتحفيـز، بدراسـة العوامل التي تتحكم في نمو الكامبيوم الوعائي والأنسجة الـوعائيـة الثانـوية. ولقـد وجد أن بُداءة القمم، أي، القمم المقطوعة من بادرات الجذور، استطالت كثيراً عندما تنمو في الوسط المغذى للكنترول، ولكن لا تكون كامبيـوماً. وفي وسط الكنتـرول المضاف إليـه أ ح خ نجد أن الاستطـالة تثبط، وتصـل في بعض الأحيان إلى 90%، وتتكـون الجذور الجانبية وكذلك الكامبيـوم الوعـائي في الأجزاء القـاعديـة للجذر. إن «القمم المنقولة أولاً»، أي القمم المقطوعة من جذور المزرعة ثم تنقل إلى وسط غذائي جديـد، نجدها لا تكون كامبيوماً حتى في وجود أ ح خ. واستنتج Torrey أن «قمم البـداءة»، عندما تنبه بالأكسين، تكون غنية بالمواد الضرورية لابتداء الكامبيوم الوعـائي، ولكن هذه المادة أو المـواد استعملت أو خففت في القمم التي زرعت في وسط الكنترول لمـدة أسبوع. ولقد استنتج أنه في بداءة القمم لا يتكون الكامبيوم استجـابة إلى التحفيـز الهرموني الذي يتحرك قمياً، اي ناحية قمة الجذر، لفترة من الزمن.

ولقد حاول Torrey في سلسلة من التجارب [520] إمداد «القمم المنقولـة أولاً» بمواد مختلفة من قاعدة قمة الجذر المقطوعة، في محاولة لتحفيز الظروف في البادرات، حيث استمرت الجذور في استلام المواد من الفلقـات والأجزاء الهـوائية الأخـرى للنبات. واستخدمت تقنية معينة لإمداد قمم الجذر النامية واحد خلال القاعدة، موجـودة في أنبوبة صغيرة، وأخرى خلال أسطح الامتصاص للجذر، توجد في طبق بتـري (شكل 2-21). وجد أن الإمداد بالسكر + أ ح خ خلال السطح القـاعدي يؤدي إلى تكـوين



(شكل 2-21) طريقة تزويد مزرعـة قمم الجذر بـوسط واحد في طبق بـترى واخر، اضيف إليـه خلال الطرف القاعدي للجذر، في قارورة.

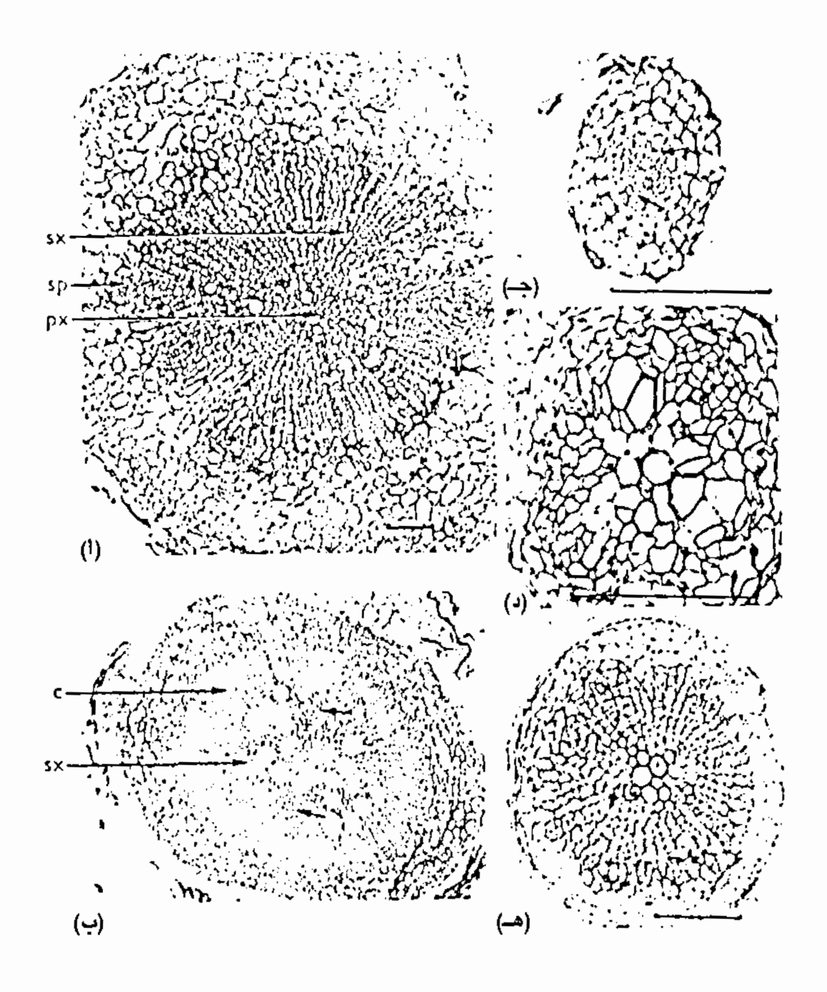
(From Torrey, [520], Fig.4, p.300).

الكامبيوم الوعائي عند قاعدة الجذر وتمايزه القمي داخل الجذر النامي. والظروف المتوافرة ناجحة لاستطالة الجذر حتى أن تمايز الكامبيوم يصل الى 8% سكروز + أ ح خ (عند تركيز 10^{-5} مول) + خليط من العوامل الاضافية، في الوسط المغذي المعدني يضاف من خلال قاعدة الجذر، و 4% سكروز في وسط طبق بتري. إن العوامل الضرورية لتنشئة الكامبيوم في جذور البازلاء، تشترط توافر الأكسين (أ ح خ) خلال القاعدة. وتحت الظروف الطبيعية، ويعتقد أن هذا يتم إمداده خلال الأجزاء الهوائية للنبات.

وفي التجارب اللاحقة باستعمال جذور الفجل المقطوعة، [335] اتضح أن جذور النقل الاول التي قد مُدت بالاكسين والسكروز خلال قاعدة الجذر لم تكوّن كامبيوماً، أو قد يتكون بكميات محدودة جداً. وفي هذه الجذور، نجد أن العوامل الأخرى ضرورية لتحفيز الكامبيوم. وقد تبين له أنه بوجود السكروز فإن الأكسين والسيتوكينين ضروريان لكي يتم التأثير على تحفيز الكامبيوم (شكل ـ 2-22). والسيتوكينينات المختلفة فعالة، وتشمل 6 ـ بنزيل أمينوبيورين والكينتين نفسه. [522] وكمية التغليظ الثانوي تحفز كثيراً بواسطة مينوسيتول myoinositol (شكل 2-22).

وتشير هذه التجارب إلى أن المواد التي تؤثر على النمو، إما أكسين وحده أو الاكسين مع السيتوكينين، يمكن أن يُحفزا تكوين الكامبيوم في الجذور المقطوعة، ولكن فقط عندما يتم تزويدها بذلك تنتقل قمياً في الجذر. وفي كل النبات، المصدر المحتمل لهذه المواد ـ على الأقل الأكسين ـ هو الأجزاء الهوائية. والتجارب التالية على جذور البازلاء تؤيد هذا الافتراض. حيث قطعت قطع من الجذر أو الغصن من بادرات البازلاء 3 أو 5 أيام بعد الإنبات، وقطعت شرائح رقيقة يومياً لتعطي سطحاً مقطوعاً جديداً وأضيفت عجينة اللانولين التي تحتوي على أ ح خ إلى الأسطح المقطوعة. ثم أخذت قطاعات متتالية 2 مليمتر تحت أدراج الفلقات، واجريت عملية عد للخلايا الموجودة في منطقة الكامبيوم بعد قطع قمة الغصن [142]. وهكذا، فمن الواضح أن قمة الغصن قد حفزت تكوين الكامبيوم في الجذر، وهذا يرجع إلى حركة الأكسين إلى أسفل في الجذر، حيث إن اضافة أ ح خ يمكن أن تعوض (أو تقوم مقام) قمة الغصن المقطوعة.

وتؤكد هذه التجارب على أهمية التفاعلات الفسيولوجية المتعددة بين أجزاء كل النبات. وفي الجزء المحصور يجب دراسة تركيب العضو الخاص دائماً، من ناحية علاقته مع النبات ككل والظروف البيئية التي ينمو تحتها النبات. حيث إن الكثير من الأمثلة تثبت أن ظروف النمو غالباً ما تؤثر على التركيب.



(شكل 2-22) التحفيز التجريبي للكامبيوم الوعائي في جذر الفجل، (أ) قطاع عرضي للجذر اضيف إليه وسط كـامل (وسط Bonner المحـور (قاعـدي) + B% سكروز + 10^{-5} مـول أ ح غ + 5×10^{-6} مول بنـزيل أدنين + 5×10^{-4} مول مينوسيتول)، ثبت بعد 34 يومـا في المزرعـة. خشب ثـانوي وفير. (sx) وتكـوين بعض اللحاء الثانـوي (sp). px، الخشب الابتدائي. x 60. (ب) قطـاع عرضي للجـذر النامي لعشرة أيـام في حجرة النمو وضوء اصطناعي تحت 16 ساعة دورة ضوئية. تكوين منطقة الكامبيوم (ج) من عدة طبقات وكمية هائلة من الخشب الثانوي (sx). أقطاب الخشب الأولى معلمة بأسهم.x 60.(جـ)قطاع عـرضي للجذر زود بقـارورة من الوسط الذي لا يحتوي على عوامل نمو. ثبت بعد 31 يوماً من وجوده في المزرعة. لا يوجـد كامبيـوم او أنسجة ثانوية. أقطاب الخشب الأولى معلمة. x 230. (د) قطاع عرضي للجذر أضيف إلى قاعدتـه وسطا + سكـروز + بنزيل أدنين + مينوسيتـول، ولكن يفتقر إلى أ ح غ، وثبت بعـد 29 يومـاً من وجوده في المـزرعة. تتكـون كمية محدودة من الخشب الثانوي. x 265.(هـ)قطاع عرضي للجذر أضيف إلى قاعدته وسطا + سكروز + أ ح غ + بنزيل أدنين ولكن يفتقر إلى المينوسيتول، ثبت بعد 34 يوماً من المزرعـة، يتكون نسيـج ثانـوي قليل، والجـذر صغير القطر (أ) . x 120 تشير الخطوط إلى 100 مليميكرون.

(From Torrey and Loomis [522] Figs. 1-3 and 12, pp.1100 and 1104, and Torrey and Loomis, [522a]. Fig.2, p.404).

التركيب الثانوي الشاذ (Anomalous Secondary Structure)

وفي بعض الجذور، يتبع النمو الثانوي مناهــج مختلفة عن ظـروف النمو العـادي التي درست، أي، النوع الموجود الأكثر شيوعاً. وفي الكثير من جذور التخـزين، مثل الجزر، نادراً ما توجد كمية كبيرة من البرنشيمية في اللحاء والخشب، ولكن في النمـو الثانوي يعتبـر عاديـاً. وفي جذر الشمنـدر أو البنجر يتكـون الكامبيـوم الاضافي من البـريسيكل واللحـاء خارج الاسطـوانة الـوعائيـة العاديـة. وينتظم هذا الكـامبيوم مركزياً، وكل واحد ينتج بعض اللحــاء إلى الخارج والخشب إلى الـداخل في الجـذر؛ وتوجد أيضاً كمية وفيرة من برنشيمية التخزين. وهذه الحلقات المركزيـة للكامبيـوم والأنسجة الوعائية الثانوية يمكن رؤيتها بوضوح في قطاعات البنجر، أو بنجر السكر حيث تكـون رؤيته أقـل بوجـود الأنتوسيـانين. وفي جـذور البطاطـا الحلـوة يـوجـد الكامبيوم في حالة عادية ولكن، بالإضافة إلى ذلك، يتكون كامبيـوم مساعـد أو إضافي حـول عناصر القصيبـة [244]. وهذا يكـون بعض عناصر الخشب نـاحية الـداخل، أي ناحية المجموعات المعزولة لعنـاصر القصيبـة نفسهـا، وبعض من اللحاء في الجـانب الخارجي. ومن المؤكد أن العوامل الفسيولوجية في تكوين الكامبيوم في هـذه الأنواع التي بها تركيب ثانوي شاذ ـ من الواضح أنها تحت تـأثير التحكم الـوراثي ـ يجب أن تكون معقدة، وهناك الكثير من الدراسات التي يجب إجراؤها في هذا الحقل.

3

الساق: النمو الابتدائي (The Stem: Primary Growth)

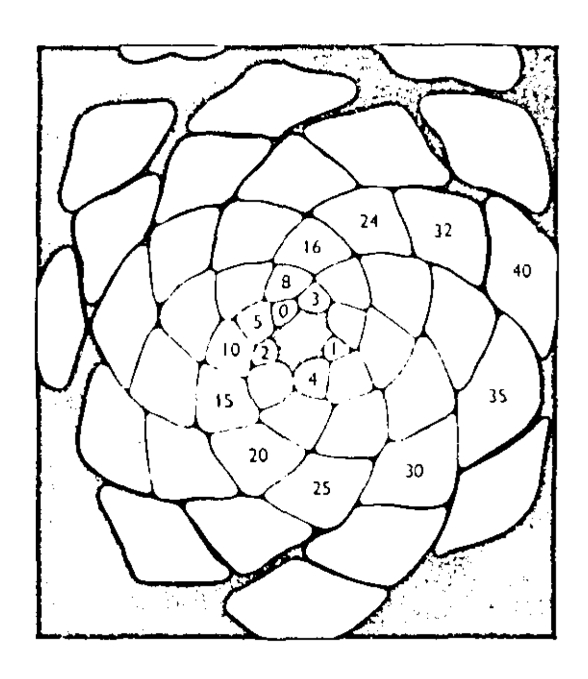
تتكون الأجزاء الهوائية للنباتات الوعائية من محور الساق، الذي يحمل الأعضاء الجانبية. والساق غالباً ما يكون قائماً أو عمودياً تقريباً ولكن ربما يكون مستلقى، أفقياً، أو plagiotropic. وأثناء الطور الخضري تحمل الأعضاء الجانبية نوعين من الأعضاء: الأوراق، التي تتميز بفترة محدودة أو نمو محدد، وغالباً ما تكون بطنا ظهرية التماثل ومع ذلك هي مختلفة في الشكل، والبراعم، التي تتميز بالقدرة غير المحدودة أو نمو غير محدد، وفي الغالب نجد أن البراعم قطرية التماثل. والساق مع الأوراق يكونان في مجموعهما الغصن؛ والعلاقة بين الأوراق والساق قريبة جداً وفصل الغصن إلى أجزاء هو عملية اصطناعية الى حد ما. وهذا التوزيع سوف، يعمل هنا، وإن دراسة الأوراق ستؤجل حتى فصل 5. وفي النقاش اللاحق، يجب الأخذ في الاعتبار أن التعليق ربما يكون في بعض الأحيان متعلقا بالغصن الورق بدلاً من الساق نفسه. والأمكنة الموجودة في الساق التي تتكون فيها الأوراق تسمى العقد، والأجزاء التي لا تتخللها أوراق في الساق تسمى سلميات. وتوجد البراعم غالباً في محور الأوراق، ومن الشائع أنه يوجد برعم واحد في كل محور ورقة، ومع ذلك يوجد عدد من الترتيبات الأخرى أيضاً.

وأثناء طور الانتاج من النمو، تولد الأزهار أو النورات أو الشمراخ الزهري inflorescences إما جانبياً أو طرفياً على الساق، أو في كلا الحالتين وفي أي حالة تشغل في الغالب الأمكنة الإبطية، ويحدث هذا النمو إما من مرستيمات البراعم الجانبية أو من البرعم الطرفي نفسه. وفي هذه الحالة ينتهي النمو المحوري ويمكن أن يستمر فقط بواسطة البرعم الجانبي، معطياً نظام الغصن الكاذب المحور

Sumpodial. وحيثما يستمر نمو البرعم الخضري الطرفي لعدة سنوات، يطلق على المجموع الغصني صادق المحور monopodial؛ وفي مثل هذه الأنواع النباتية نجد أن الأزهار تشغل الأمكنة الجانبية.

ويتم نمو الساق بواسطة عدد من المرستيمات. وأهم هذه المرستيمات في الغصن المرستيم القمي opical meristem، منطقة النمو للبرعم الطرفي. وفي حالة الجذر، تشتق كل الأنسجة الابتدائية في الساق من هذا المرستيم. ويختلف عن مرستيم قمة الجذر، الذي يعطي الأعضاء الجانبية، مكوناً منشأ الورقة، وفي معظم الحالات، في منشأ البراعم الجانبية. تنمو الأزهار الطرفية أو الشمراخ من المرستيم القمي، التي تمر بتغيرات فسيولوجية وتركيبية عميقة في بداية الطور الانتاجي (انظر فصل 6).

يتكون منشأ الورقة في المرستيم القمي في خطوات منتظمة ونمط أو ترتيب ورقي، في الغالب تتميز به الأنواع النباتية. والزمن الفاصل بين تكوين منشأ الورقة والورقة اللاحقة يعرف بـ plastochrome. ويمكن التعرف على أنظمة متعددة من التوزيع الورقي phyllotaxis؛ والأنواع البسيطة ربما تتلخص هنا. والنوع الشائع للتنظيم الورقي ربما يكون التوزيع الورقي المتبادل أو الحلزوني Spiral، حيث توجد ورقة واحدة عند كل عقدة وتتخذ كل واحدة من الأوراق المتتالية وضعاً معيناً على محيط الساق بحيث لو وصلنا بين قواعد الأوراق لحصلنا على خط حلزوني. ويفصل منشأ الورقة المتعاقب بخط مماس بواسطة زاوية منفرجة؛ في الأنظمة الحلزونية المتتالية لفيبوناتشي Fibonacci، وهذه الزاوية تصل بما يسمى بزاوية متتالية فيبوناتشي Fibonacci angle، حوالى 137.5 درجة. وإذا كانت السلميات صغيرة، فيمكن التعرف على حلزونين في الغالب يمران حول الساق في اتجاهات متقابلة، موصلة بعض الأوراق. وحتى إذا كان هذا الحلزون Parastichies، لا يمكن رؤيته بسهولة على الساق الناضجة، وأكثرها وضوحاً Contact Parstichies، ففي الغالب يمكن التعرف عليها في القطاعات العرضية لقمّة الغصن. (شكل 3-1). وفي غالبية الأنواع النباتية (ومع ذلك ليس في السرخسيات والقليل من مغطاة البذور) نجد أن الأوراق على طول الحلزون، أو Parastichies، وعلى اتصال عند قواعدها، وبذلك يطلق عليها Contact parastichies. وأرقام الاتصال parastichies في اتجاهين دائماً اصطلاحين متعاقبين من سلاسل فيبوناتشي، السلسلة الرياضية والتي فيها كل مصطلح عبارة عن مجموع المصطلحين السابقين. وسلاسل فيبوناتشي الاكثر شيوعاً هي 0، 1، 1، 2، 3، 8، 13، 21، 34، 35،... الخ. ويمكن وصف أنظمة التوزيع الحلزوني بواسطة أعداد المجموعتين المهمتين للاتصال parastichies، الموجودة في paranthesees ومع العلاقة + في الوسط، اي (2+3) و (3+5)، الخ. استعملت هذه



(شكل 3-1) قطاع عرضي في قمة غصن بادرات الصنوبر الفتية الاتصالات الطفيلية (5+8). منشا الورقة عبر إحدى الاتصالات الطفيلية كل مجموعة رقمت، بداية من المنشأ 0.

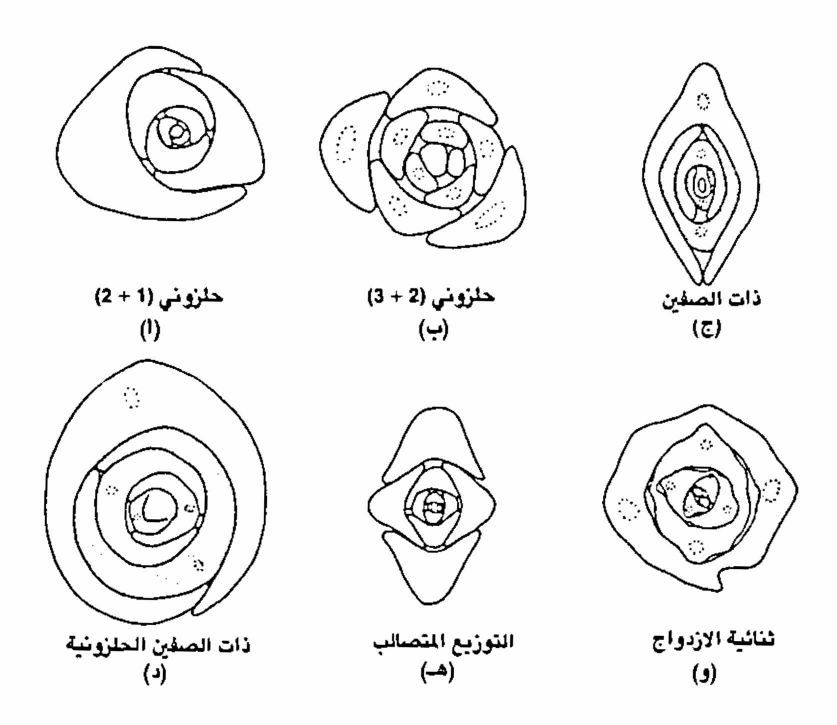
(adapted from Snow, [483] b Fig.6. p.192, after Diurch. 84 a)

الطريقة بواسطة church. [84] ويمكن تعريف الأنظمة المتعددة من التوزيع الحلزوني مع خواص مختلفة بهذه الطريقة. كلما كانت أرقام الاتصال parastishies عالية، مثلا (55+89)، النظام الذي يمكن أن يوجد في الزهرة الهامية لعبّاد الشمس، كلما كانت زاوية الانفراج قريبة من زاوية فيبوناتشي. وهذه نتيجة للعلاقات الرياضية الدقيقة التي تملك حقيقة أنظمة التوزيع الورقي. والاتصال parastichies على شمراخ نبات الأدريون الفتي موضح في شكل 6-4.

والأنظمة الأخرى للتوزيع الورقي الذي تتكون فيه ورقة واحدة على كل عقدة ذات صفين distichous، وتتكون التالية بزاوية تصل 180 درجة عن بعضها، و Spirodistichous، والذي نجد فيه أن الزاوية تصل إلى أقل من 180 درجة. وفي التوزيع المتصالب decussate توجد ورقتان متقابلتان على كل عقدة، والأزواج المتلاحقة لمنشأ الورقة تكون بزاوية تصل 90 درجة؛ وفي الأنظمة الثنائية الازدواج bijugate يوجد أثناء منشأ الأوراق عند كل عقدة، ولكن كل زوج مفصول بزاوية تصل إلى حوالى نصف زاوية فيبوتاتشي أو 68-75 درجة. وعندما تتكون أكثر من

ورقتين على كل عقدة يقال عن التوزيع سواري worled. وهذا الاستطراد على أنظمة التوزيع الورقي، وبعض الأمثلة موضحة في شكل 3-2، يعيد الاتصال بالموضوع، حيث إن النظام الوعائي للساق يتكون أساساً من مسارات الورقة Lealtraces، وبالتالي نجد أن ترتيبات الأوراق لها علاقة مباشرة بتنظيم النسيج الوعائي في الساق.

وتأتي استطالة الساق بواسطة نشاط المنطقة تحت القمية، أو في بعض الحالات بواسطة المرستيم البيني Inter calary meristem الحقيقي، أي منطقة مرستيمية بين منطقتين من الأنسجة الأكثر تمايزاً. ومثل هذه المرستيمات في الغالب عبارة عن مناطق واسعة. وتأتي الزيادة في حجم الساق، في نباتات ذوات الفلقتين وعاريات البذور، بواسطة نشاط المرستيمين الجانبيين، الكامبيوم الوعائي والكامبيوم الفليني،



(شكل 3-2) بعض الأمثلة للأنواع المختلفة للتوزيع الورقي، كما ترى في القطاع العرضي لقمة الغصن.

(أ) Bellis، (ب) ياسمين. (ج) Bupleurum P. (د) Rhoeodiscdor. (هـ) Suring a v. (و) Dipsacus s.

في (ج)، (د) و (و) كل ورقة ثانية رسمت بوضوح.

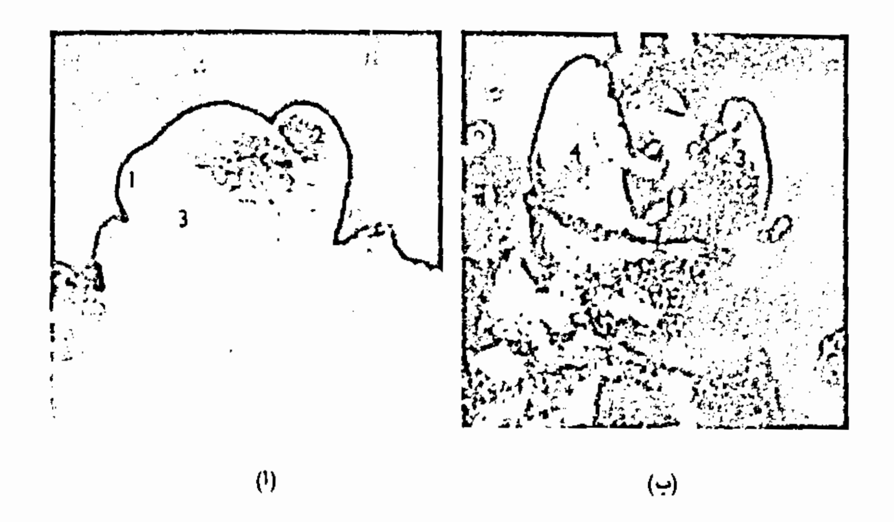
(After Wardlow, [560] Fig.43, p.1029. (a), (b), (c) and (e) originally after Van Herson [534] a (d) originally after Snow, [479] a; (f) originally after Snow. [483] a)

اللذين يعطيان على الترتيب الأنسجة الوعائية الثانوية والبريدرم. وفي نباتات الفلقة الواحدة، يوجد مرستيم يعرف بمرستيم التغليظ الابتدائي Primary thickening meristem في الأنسجة الموجودة تحت المرستيم القمي. وفي البداية انقسام خلاياه يزيد من قطر الساق، ولكن يشترك فيما بعد في الاستطالة أساساً. وهذه المرستيمات المختلفة التي تساهم في نمو الساق ستناقش فيما بعد بشيء من التفصيل؛ وسيدرس النمو الثانوي في فصل 4.

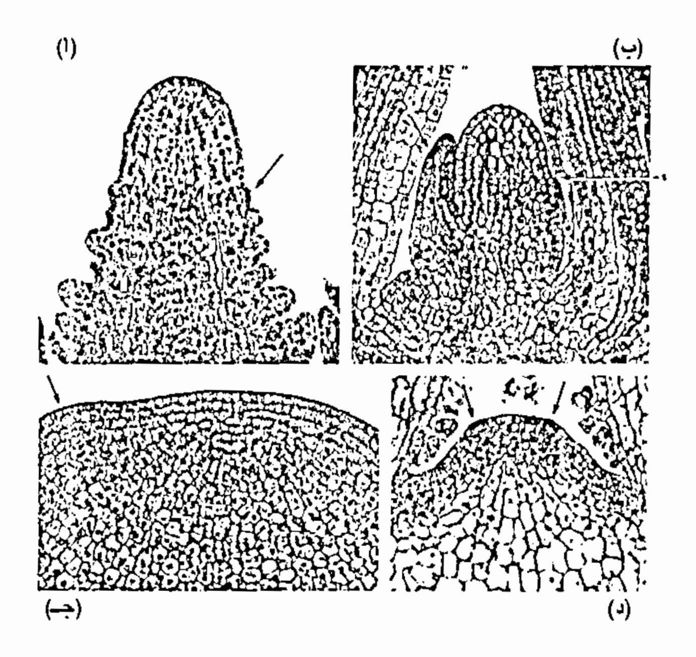
المرستيم القمي (Apical Meristem)

يرسخ المرستيم القمي للغصن في الجنين التام، وربما يمر بالتالي بتغيرات كبيرة في الحجم والشكل ومعدل النمو. وهذه التغيرات ربما تحدث خلال التطور العرقي للنبات، ولكنها أكثر وضوحاً عند الانتقال إلى طور الانتاج من النمو. وخلال تطوراته، من الأطوار الجنينية فما فوق، نجد أن مرستيم الغصن حيوي، وديناميكي، كثير التغير، لنظام النمو. وعقلياً يجب تخيل حالته الحية إلى حد ما كما يرى في القطاعات، إن التجارب العديدة هي التي توضح التنظيم الساكن للخلايا، التي يستخدم فيها إما العزل الجراحي الدقيق للمرستيم القمي من الأنسجة المجاورة، أو القطع الكلي وتنميته في المزرعة المعقمة، وقد اتضح أنها تتمتع بدرجة كبيرة من الاستقلال بالنسبة إلى بقية الغصن، ما دامت تزود بالمغذيات المناسبة (انظر cutter [125]).

والمرستيم القمي، الذي يعرف في الغالب بأنه منطقة قمة الغصن الموجودة (الابعد الى) في منشأ الورقة الفتية، يتفاوت كثيراً في الحجم والشكل في الأنواع المختلفة، حتى في نفس الأنواع، أو نفس النبات، في المراحل المختلفة للنمو. وغالباً ما يكون قطريّ التماثل ولكن في بعض النباتات يكون ثنائي التماثل [552]. وربما يكون المرستيم القمي الجسم المكافىء الدوراني، وربما يكون منبسطاً أو حتى مقعراً قليلاً، ومتفاوتة القبب، مخروطية أو حتى مستطيلة كما في النجيليات العشبية وعدد من النباتات المائية أنواع النباتات الحية، كما ترى في المشهد الجانبي، موضحة في شكل 3-3. وقرب منشأ الورقة من القمة أو مركز المرستيم الطرفي، والحجم النسبي للقمة ومنشأ الورقة التي تبعتها، أيضاً تتفاوت كثيراً (شكل 3-4) وعرض القمم عند مستوى منشأ الورقة الفتي ربما يتفاوت في الأنواع المختلفة، بين حوالى 40 مليميكرون (الليلج) و 3300 مليميكرون السيكاس (Cucas) [96]. وفي العموم، نجد أن نباتات السيكاس والصبار وبعض السرخسيات لها قمم غصن كبيرة.



(شكل 3-3) منظر جانبي لقمم الغصن الخضرية الحية. (أ) قمة ابو خنجر. قبة القمة في المركز، مع المنشأ 1 و 2 و 3 (رقمت بالنسبة إلى العمر) منتظمة حلزونياً حولها. قاعدة المنشأ 3 باقية. x 90.(ب) قمة الترمس. المنشأ 3 و 4 لها منشأ الوريقة. القبة القمية في المركز. انظر أيضاً شكل 1.5 I قمة أخرى أخذت بزاوية مختلفة x 75.

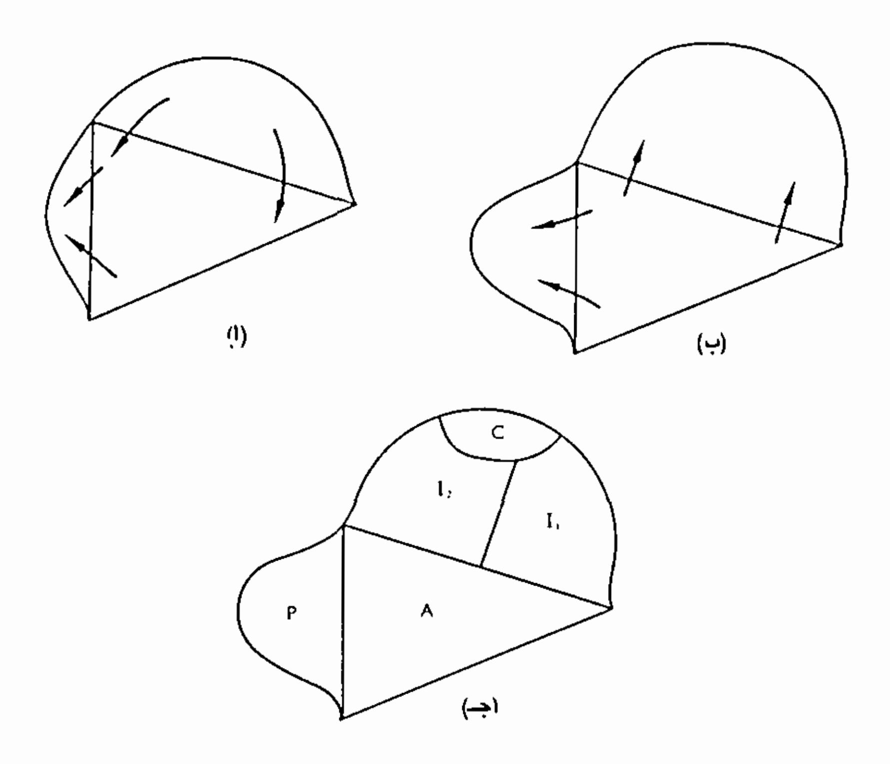


(شكل 3-4) قطاع عرضي لقمم الغصن، توضح الاختلاف في الحجم والشكل وقرب الورقة من المنشأ، والحجم النسبي لقمة الغصن ومنشأ الورقة. منشأ الورقة الأصغر في خط القاع موضح بالسهم. Hippuris (أ) .V، والتوزيع الورقي السواري (ب) الذرة، ذات صفين. s ـ غمد الورقة الأصفر. (جـ) Nuphor، حلزونية، (د) البريلا، متصالبة. كلها 60x.

وفي النوع النباتي الواحد، ربما يلاحظ زيادة في القطر تصل إلى حوالى 7 مرات أثناء تطور الفرد. والزيادة في حجم المرستيم القمي في الذرة، أثناء تطور الفرد، ناتجة عن الزيادة في أعداد الخلية بدلاً من حجم الخلية [1].

وبالإضافة إلى التغيرات التي تأخذ مجراها في المرستيم القمي أثناء تطور الفرد، تحدث تغيرات دورية تنتمي إلى التكوين الدوري لمنشأ الورقة. وخاصة في الأنواع التي لها أكثر من ورقة واحدة على كل عقدة، ويمكن أن تحدث التغيرات في الحجم والشكل للمرستيم القمي في حالة وجود بلاستوكرون واحدة. على سبيل المثال، في النوع Glechoman hederacea من النباتات التي لها توزيع ورقي متصالب، نجد أن القمة تزداد من 20 مليميكرون إلى 260 C مليميكرون في الارتفاع، ومن 100 c إلى 300 c مليميكرون في العرض، أثناء البلاستوكرون فردية مزدوجة، أي الفترة المطلوبة لتكوين زوج من الأوراق [62]. وتتطابق أطوار المساحة الأقل والأكثر مع المراحل المبكرة والمتأخرة للبلاستوكرون، والتي يمكن التعرف عليها في بعض الأحيان. والتناسب النسبي لحجمها الذي يعطى، فيه المرستيم القمي أثناء البلاستوكروم يرجع إلى نظام التوزيع الورقي، [423] وبالتشديد مرة أخرى عن كيفية الإعلان عن علاقة المكونات المختلفة للغصن. وفي النفل Trifoluim [137] والعنكبوتية Tradescantia [138] كلاهما ذو صفين من التوزيع الورقي، ويزداد حجم المرستيم القمي إلى أكثر من 3 مرات أثناء البلاستوكروم الفردية. وفي كثير من الأنواع النباتية، نجد أن الزيادة في الحجم أقل وضوحاً.

ومن المحتمل مراعاة أن قمة الغصن إلى حد ما متنقلة ومتغيرة الخلايا المرستيمية والتي تتكشف عنها مراكز النمو لمنشأ الورقة وتصبح محددة بمسافات منتظمة. وفي الدراسات الحديثة لقمة غصن البازلاء [338]، يتم الحصول على معدلات انقسام الخلية في المناطق المختلفة للقمة بقياس الزيادة في عدد أشكال الطور الاستوائي بإضافة عقار الكولشسين، الذي يوقف الانقسام الفتيلي عند ذلك الطور. ومن الغريب، أننا نجد زيادة قليلة في انقسام الخلية المرافقة مع ابتداء الورقة، ومعدل الانقسام ثابت نسبياً خلال البلاستوكرون. ولقد تبين أن تلك الأوراق تستبدل (أو تزاح) من منطقة القمة إلى المنطقة الأخرى. والمناطق الاحتياطية المنتقاة موضحة في الشكل 3-5 حـ. وفي الجزء الأول لخلايا البلاستوكرون أزيحت من القبة القمية إلى منشأ الورقة، عن طريق المحور (شكل 3-5 أ). وفي آخر البلاستوكروم تساهم خلايا المحور في القبة (شكل 3-5 ب). وهكذا نجد أن التغير الأساسي في هذه القمة أثناء البلاستوكرون هو التغير في اتجاه النمو، كما توضحه الإزاحة الخلوية، بدلاً من التغير المتمركز في معدلات انقسام الخلية. وفي طور معين أثناء ابتداء منشأ الورقة



(شكل 3-5) اتجاهات إحلال الخلية في قمة غصن البازلاء أثناء (أ) الطور المبكر و(ب) أطوار مناضرة للبلاستوكرون.(جـ) المناطق التي فيهـا القمة تقسم ثـانية للتحليـل. A، المحور؛ c، منطقـة المركـز؛ 1_1، منطقة منشأ الورقة اللاحقة (10 للنبات) سوف تتكون؛ 1_2، المنطقة المنشأ اللاحق ولكن تتكون واحدة فقط؛ p، منشأ الورقة.

(From Lyndon, [338] Fig.7, p.14.).

يوجد تغير في اتجاه المغازل النووية، معلنة التغير في الخط الرئيسي للنمو [339]، والآليات التي تتحكم في تغير اتجاهات هذا النمو غير معروفة إلى الآن.

وفي الكثير من النباتات المعمرة، ربمـا تحدث تغـيرات فصلية في المـرستيم القمي. وفي النباتات الخشبية، في الخصوص، تكون قمة الغصن برعماً طرفياً يصبح ساكنـاً (أي توقف النمو) عند بعض الفصول. وهذا مثال للنمـو العرضي episodic growth. بينمـا الكثير من التغـيرات الفسيولـوجية يجب أن تستخـدم، ويقع التغـير التركيبي الرئيسي في نمو الأوراق الحرشفية، أو Cataphylls، بدلاً من منشأ الورقة الخضراء. حيث إن المنشأ متشابـه في الأطوار المبكـرة للنمو [185]، وتـزامل التغـيرات التركيبيـة للمرستيم القمي مع النمو العرضي يظهر انه قليـل جداً، عـلى الرغم من أن كـلاً من تكوين النمو وانبساطه ربما يتوقف، لكي يبدأ من الربيع اللاحق. ونجـد أن درجـة

الحرارة والضوء تؤثران على سكون البرعم؛ وتشير الدراسات الحديثة إلى احتمالية اشتراك بعض المواد الهرمونية. كما تشير التجارب أيضاً إلى أن تكوّن البرعم، أي التوقف عن نمو المرستيم القمي والمناطق الموجودة تحت القمة، ربما يُنظم بواسطة التوازن بين مثبط النمو المتكون في الأوراق والجبرلينات الداخلية [153].

وفي بعض الأنواع النباتية، لا يتكون السكون في البراعم أثناء الشتاء وتسقط كل القمة بعد بداية الظروف غير المناسبة. والمعلومات عن العوامل التي تتحكم في سقوط القمة قليلة. والعلامة الأولى في الغالب هي توقف النمو؛ [196] ويتوقف الانقسام الفتيلي تدريجياً في قمة الغصن ويفقد المظهر المرستيمي [362]. وتتكون منطقة السقوط (انظر فصل 5) مزاملة لسقوط البرعم.

والأمثلة الأخرى للمرستيمات القمية للغصن الخضري التي تفقد قدرتها على النمو غير المحدود هي تلك المرستيمات، والبراعم الجانبية، التي تتطور غالباً كمحاليق، [526] أو أشواك مثل، ulex[43] ونبات الجهنمية. [234] وفي نبات الجهنمية نجد أن الأشواك ناتجة عن النمو الناقص للشمراخ الزهري. وفي تلك المرستيمات تفقد المرستيمات خواصها وتصبح برنشيمية أو قصيبات؛ ويصحب هذا كمية هائلة من نمو المرستيم في الطول. والمرستيمات أيضاً تصبح محددة التركيبات عندما تتحول إلى زهرة أو شمراخ زهري.

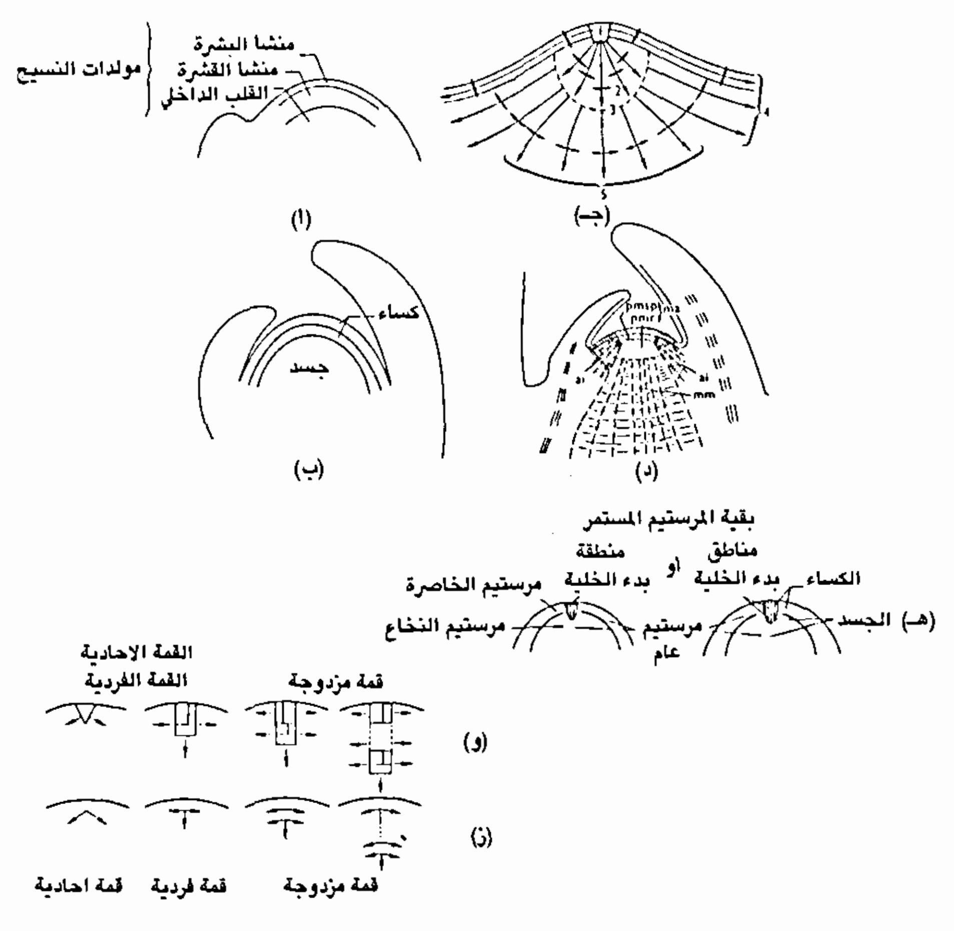
نظريات تنظيم القمة (Theories of Apical Organization)

يتكون المرستيم القمي للغصن من عدد متفاوت، ولكنه كبير، من الخلايا التي تنتظم، أو تترتب، بطرق متعددة. ومنذ ذلك الاكتشاف لأهمية قمة الغصن في 1759 بواسطة Kasper Friedrick Wolff وضعت نظريات متعددة لتنظيم القمة في محاولة لوصف وتفسير التركيب، وأحياناً أسلوب النمو للمرستيم القمي ومعظم هذه النظريات نوقشت بالتفصيل في الكتب المختلفة [75، 96، 190، 203، 384] وتتلخص هذه النظريات في الآتي:

نظرية الخلية القمية (Apical cell theory): التي اقترحها Nägeli في 1844، وهي حصيلة اكتشاف وجود خلية قمية فردية رباعية الجوانب من قمة غصن غالبية النباتات اللازهرية الوعائية؛ ويعتقد وجود بداءة خلية فردية من هذا النوع في قمم النباتات الراقية، ولقد قادت هذه النظرية إلى بحث مكثف. ولما كان مستحيلاً وجود خلية قمية في كل النباتات الراقية، فإن هذه النظرية تحل محل نظرية مولدة النسيج

التي اقترحها Hanstein [240] في 1868، التي سبق شرحها، بالإشارة إلى قمة الجذر، في الفصل اللاحق. ولقد درس Hanstein قمة الغصن في مغطاة البذور التي تشتمل على قلب مركزي من الطبقات غير المنتظمة التنظيم تغطى بعدد متفاوت من الطبقات التي تشبه المصطلى (أو رف الموقد). بداءة فردية أو مجموعة من البداءات، تعطي لكل من هذه الطبقات؛ وتنتظم البداءات في صفوف على قمة المرستيم. وتعتبر منشأ البشرة الطبقة الخارجية التي تغطي البشرة؛ ومنشأ القشرة الذي يتكون من بقية طبقات المصطلى وتكون القشرة؛ والقلب الداخلي أو منشأ الاسطوانة يعطي النسيج الوعائي والنخاع (شكل 3-6 أ)، ويقع ضعف هذه النظرية في محاولة Hanstein للتخلي عن المقاصد الخاصة لمشتقات مولدات النسيج؛ [190] والمقاصد المستقبلية لا يمكن تحقيقها دائماً. ولهذه الأسباب، رفضت نظرية مولدة النسيج كتفسير مناسب لتنظيم القمة في الغصن. ولقد تحقق Hanstein من أهمية توزيع النمو داخل كل القمة، كوجهة نظر لا زالت تتفق مع الوقت الحاضر.

نظرية الجسد ـ الكساء (Tunica-Corpus Theory): تقدم Schmidt [451] في سنة 1924 بهذه النظرية على أساس دراسات أنواع النباتات عاريات البذور، وطبقت فقط على قمة الغصن وليس الجذر، على النقيض من النظريات السابقة. وقد اهتمت بخطوط انقسام الخلية في القمة؛ وإلى ذلك الحد، يمكن مقارنتها بنظرية الجسم ـ الغطاء لقمة الجذر. وطبقاً لهذه النظرية، تتكون قمة الغصن من منطقتين، الجسد والكساء (شكل 3-6 ب). ويتكون الكساء من طبقة محيطية واحدة أو أكثر من الخلايا التي يكون فيها الانقسام السائد أحديدابياً، أي الجدر متعامدة على السطح، باستثناء ما يتعلق في تكوين منشأ الورقة أو البرعم. ويتكون الجسد من قلب مركزي من الخلايا تحدث فيها الانقسامات في كل الاتجاهات. وهذه النظرية وصفية ولا تحمل تطبيق المقصد المستقبلي للخلايا، ومع ذلك درست المنطقتان لتقيما علاقة متبادلة مع مناطق النمو. وهذه النظرية لا زالت تستشهد بوصف قمة الغصن، على الرغم من التفسير المتفاوت لهاتين المنطقتين. عرّف بعض البحاث الكساء بكل دقة ووضوح لتطبيق الطبقات التي تحدث فيها الانقسامات البريكلينية (أي الانقسامات التي يكون فيها الجدار موازياً لسطح القمة) كجزء من الجسد؛ ويعتقد بحاث آخرون أن كل الطبقات التي تشبه ـ المصطاف تتبع الكساء. وعلى أساس التعريف الأخير لعدد طبقات الكساء من القمة الواحدة يمكن أن تتفاوت من وقت إلى آخر. وهذا الوصف يؤكد على الحاجة للتعريف الدقيق للاصطلاح.



(شكل 3-6) رسم تخطيطي يوضح النظريات المختلفة لتنظيم القمة. (ا) نظرية Hansteins histogen، تشير إلى بداءات الهستوجن. (ب) نظرية الكساء ـ الجسد. خلايا في طبقة الكساء سوف تنقسم احديدابيا. (From Gifford, [203] Fig.2. p.480).(جـ)تمنطق سيتولوجيـة النسيجية في قمـة الجنكو. منطقـة 1، مجموعـة بداءة القمة؛ منطقة 2، منطقة خلية الأم؛ منطقة 3، تمثـل بواسطـة الخطوط المتقطعـة، تشير إلى الانتقـال في النمو؛ منطقة 4 المنطقة المحيطية؛ منطقة 5، المرستيم الضلعي.

(From Gifford, [203] Fig.1, p.478; after Foster (1939).)

(د) قمة الغصن cheiranthus قدمت طبقاً لمفهوم Buvat.

al, anneau initial; ma, maristème d'attente; mm, méristème médullaire; pmr, proméristème receptaculaire; pmsp, proméristéme sporogene from Gifford, [203] Fig.5, p.488; after Buvat (1952).

(هـ) قمة احادية، قمة فردية، قمة مزدوجة.

توضح كيفية تطابق المرستيم الباقي ومرستيم عام مع مفهوم التنظيم القمي.(و) و (ز) رسم تخطيطي يـوضح الشكل الأدنى والنشاط الأدنى ـ على الترتيب، للانواع الأسـاسية لبقـايا المـرستيمات المستمـرة. وفي الرسم التخطيطي على اليمين للقمة المزدوجة الخطوط المتقطعة تشير إلى العـدد غير المحـدود من الطبقات والانقســام الاحديدابي.(هـ) - (ز).

(From Newman, [378] Fig.5, p.192. published by permission of the Union Society of London).

تمنطق النسيج الخلوي (Cytohistological Zonation)

باستثناء الأعضاء التناسلية، التي تتكون أنواعها النباتية من مناطق الجسد والكساء، فإن قمم غصن عاريات البذور لا تمتلك طبقة سطحية تنقسم احديدابياً وهكذا لا يمكن تفسيرها بالنسبة إلى نظرية الجسد ـ الكساء. وبدراسة الجنكة Ginkgo biloba، وصف Foster [189] القمة بالنسبة لبعض المناطق التي تتفاعل اختيارياً إلى الصبغة ويعتقد أن لها علاقة ديناميكية مع عملية النمو في القمة. ووجد أن تحور هذا المخطط ينطبق على قمم عاريات البذور الاخرى، وبالطبع أيضاً بعض مغطاة البذور. والتخطيط العام الذي يوضح المناطق المختلفة موجود في شكل 6-3 حـ. ولقد درس العديد من مناطق النمو ذات العلاقة المتبادلة على أنها تشتق من مجموعة سطحية من البداءات، مجموعة البداءة القمية apical Initial (1) group. وتشتق الخلايا التي تحت هذه المنطقة من مجموعة البداءة القمية، مكونة خلايا الأم المركزية (2). وفي الغالب تصطبغ الخلايا بكثافة قليلة، وهي نوعاً ما متحوصلة، ويعتقد انها تنقسم اقل تكراراً. ومشتقات الخلايا التي تتجمع في المركز تصبح نخاعاً، وتمر في الغالب خلال طور المرستيم الضلعي rib meristem (5)، وكلما تكونت مشتقات جانبية أكثر كلما تكونت منطقة محيطية peripheral zone كثيفة الصبغة (4).

والتفاوت الكثير في حدوث هذا المخطط العام بين معراة البذور وحتى أكثر مغطاة البذور. ولقد وضعت طريقة وصف قمة الغصن، ليس على خطوط انقسام الخلية، ولكن على حجم الخلية نوعاً ما والاختلافات السيتولوجية كما تنعكس في التفاعلات إلى الصبغة. وحدود المناطق المختلفة ليست حادة. [203] وتوجد منطقة أخرى يمكن التعرف عليها أحياناً في أنواع النباتات لمغطاة البذور، موضوعة على خطوط الانقسام. وهذه المنطقة تشبه ـ الكامبيوم، هكذا تدعى من رصفها الموازي لجذر الخلية التي تمتد عبر الجزء السفلي لقبة القمة عندما ترى في القطاع الطولي.

وتشير دراسات كيمياء النسيج الحديثة لقمم الصنوبر إلى أن الخلايا في المناطق الأربع للنسيج الخلوي يمكن التعرف عليها في المرستيم القمي ليس مرفولوجياً فقط ولكن أيضاً مختلفة كيموحيوياً [182]. وانماط المناطق التي من هذا النوع موضوع على الاختلافات الفسيولوجية الحقيقية بين مناطق تمركز القمة. فليس مستغرباً أن التمنطق في القمة الخاصة ربما يتغير كثيراً أثناء تطور الكائن. هذا ما أوضحته دراسات على العفينة chenopodium [211]، والأسطر (أو النجمية) Aster [332] والقليل من النباتات الأخرى. وفي البادرات الفتية للعفينة توجد منطقة مركزية واضحة،

تتميز بالتركيز المنخفض لـ RNA و DNA، والهستون وإجمالي البروتين في خلاياه مقارنة بالخلايا الموجودة في المنطقة المحيطية. وتوزيع المناطق لهذه المواد يصبح أقل وضوحاً كلما تقدم النبات في العمر. وفي أنواع البازلاء، نجد أن كمية DNA و RNA والبروتين لكل خلية متساوية في كل مناطق القمة، [340] مؤكدة التفاوت الذي يمكن أن يحدث بين الأنواع Ann eau initial and meristeme d'attene.

والتفسير الآخر لتركيب القمة هو الذي تم تأكيده على المناطق التي بنيت أساساً على نظرية Plautefol للتوزيع الورقي. ولقد وضعت نظرية تنظيم القمة بواسطة Buvat [74] و [75] وأيدها، في الخصوص، الكثير من البحاث الفرنسيين والبلجيكيين. وتختلف عن التفسيرات الأخرى لتنظيم القمة والنمو أساساً في عزوها للدور الرئيسي لمولدة الفلين إلى المرستيم الجانبي وتحت القمي، anneau initial أو منشأ الحلقة. والخلايا المركزية للقمة، ومرستيم الانتظار *méristem d'attente* أو محور المنطقة zone axiale، يعتقد أنه لا يحتوي على وظيفة مولدة الفلين أثناء الطور الخضري من النمو. ويعتقد أن هذه الخلايا المركزية تصبح نشطة في تكوين الزهرة الطرفية أو قمة الشمراخ، حيثما وجدت. ولقد تكهن Buvat [74] بوجود أربع مناطق رئيسية في القمة الخضرية للغصن (شكل 3-6 د). وهذه يمكن أن ترتبط بالكساء والجسد كما يلي:

الكساء	المرستيم الجانبي وتحت القمي	Anneau Initial
	المرستيم الأولي للتولد الجرثومي	مرستيم الانتظار
الجسد	المرستيم الأولي التحتي	maristéme d'attente
	مرستيم النخاع	

وتفسير تمنطق القمة موضوع على الملاحظات السيتولوجية المتعلقة بحجم الأنوية والنويات، ودرجة التحوصل وظهور الجسم السباحي chondriome وتوزيع RNA كما توضحه الصبغة الخصوصية، وعدد وتوزيع الانقسام الفتيلي في المرستيم القمي. والنظرية متضاربة أساساً بسبب رفضها للوظيفة أثناء النمو الخضري للخلايا الموجودة مركزياً والتي تعتبر في السابق كبداءات قمية. وحيث إن النظرية قدمت اقتراحها بمنح (أو تحويل) تلك القمم لكل الأنواع النباتية لا تطابق بصراحة مع النموذج الفردي، والانتقادات والتأييدات للنظرية قد اقتربت من تفكيرنا. ولقد نوقشت النظرية بتوسع. [96، 123، 125، 203، 322، 555، 560] ولقد بعثت الكثير من

الدراسات التجريبية. والفرق الأساسي في الأفكار ربما يقع فيما إذا كانت الخلايا الطرفية المركزية تنقسم أثناء النمو الخضري أما فيما إذا كانت تقوم بوظيفة البداءات للغصن الخضري فليس هناك فرق.

وباستعمال تقنيات مختلفة مستخدمة الملاحظات المباشرة لقمم الغصن الحي، أوضح الكثير من البحاث أنه على الأقل سطح الخلايا الموجودة على قمة المرستيم القمي قد تنقسم، وكذلك تلك الخلايا الموجودة على الكشح [29، 377]. وبملاحظة العلامات الموجودة على مركز القمم النامية، استنتج Loiseau [333] أن هناك توزيعاً غير متساو للانقسام الفتيلي في المناطق المختلفة للقمة. ولقد استعمل بحاث آخرون تقنيات مختلفة وسجلوا نسبة منخفضة من الانقسام الفتيلي في المنطقة الأبعد مقارنة بالمنطقة الأقرب للقمة. [41، 272، 322]. وفي الكثير من الدراسات التي من هذا النوع من المهم الحصول على معلومات ليس فقط على نسبة الانقسام الفتيلي ولكن أيضاً على مدة ومعدل الانقسام الفتيلي، حيث إن هذا يمكن أن يختلف في المناطق المختلفة. ودراسات تريتيوم التايميدين المتبوعة بالصور الإشعاعية الذاتية للنسخ histo auito radiography، متشابهة إلى حد ما مع تلك الدراسات التي أجريت على الجذور، وقد أوضحت أيضاً تركيب DNA وحدوث الانقسامات في منطقة مرستيم الانتظار، وهكذا نجد حدوث هذا بتكرار أقل [67، 95، 206، 324] أو قد لا يحدث مطلقاً. [493] ويمكن التوصل في بعض الأحيان إلى تحفيز الانقسام الفتيلي بالمعاملة بحامض الجبرليك [41]؛ وفي بعض الأنواع النباتية نجد أن هذا متصلاً بتحفيز الإزهار (أو التزهير) (انظر فصل 6).

ولقد أوضحت التجارب المختلفة تحت بعض الظروف أن مرستيم الانتظار قادر على الانقسام بنشاط ويساهم في تكوين كل الغصن الخضري. [27، 123، 332] وفي حالة المركز الهامد في الجذر، فهذا لا يعني بالضرورة أنه يعمل عادياً. وتشير الأدلة كلها إلى أن منطقة المركز الهامد في مرستيم قمة الغصن هي أقل قوة من تلك التي في المركز الهامد في الجذر (انظر فصل 2).

والتغيرات التي تحدث في قمة الغصن المتبوعة لتحفيز الإزهار نوقشت في فصل 6. وقد اقترح مؤخراً، أنه حتى في القمم التي بقيت خضرية لفترة من الزمن، نجد حدوث بعض التغيرات في الوظيفة والمظهر لمرستيم الانتظار ومنشأ الحلقة [386، 387]، وهذه تعتبر ممثلة للطور «الوسطي Intermediate» بين الحالة الخضرية والمنتجة (أيضاً انظر فصل 6).

انواع قمة الغصن الخضرية (Types Vegetative shoot apex)

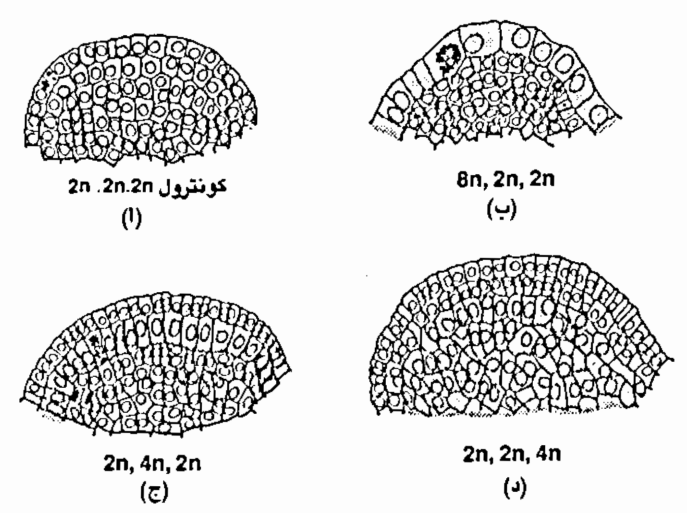
وفي النقاش حول المرستيمات القمية ونظريات التحقق من تفسير وظائفها، اشار Newman [378] أنه لا توجد خلايا لها بداءات ثابتة، ولكن لفترة من الزمن نجد سلسلة من الخلايا المرستيمية تعمل كبداءات، تكوّن بقية المرستيم المستمر Continuing meristematic residue، لنواتج الانقسامات المتلاحقة. ونواتج هذه البداءات المؤقتة للخلايا تكون مرستيماً عاماً «general meristem» ويمكن تصنيف القمم إلى ثلاثة أنواع عامة موضوعة على شكل بقية المرستيم المستمر طبقاً لـ Newman [378]. وهذه الأنواع موضحة في شكل 3-6 هـ ـ ز، هي أحادية ومفردة ومزدوجة.

وفي الأنواع الثلاثة كلها، نجد أن بقية المرستيم المركزي ربما تتكون من أكثر من خلية واحدة. وفي القمة الآحادية، التي تتميز بها السرخسيات، نجد أن بقية المرستيم المستمر هي في الطبقة السطحية فقط. وأي انقسام للخلية يساهم في النمو في الطول والعرض؛ فالمطلوب انقسام واحد للنمو الكلي. وفي القمة الفردية، الشائعة في عاريات البذور، نجد أن بقية المرستيم المستمر موازية جانبياً وتوجد فقط في الطبقة السطحية. ويحدث كلا الانقسامين البريكليني والاحديدابي؛ وهما ضروريان لحجم النمو، ولكن هذا مقصور على طبقة واحدة. وفي القمة المزدوجة ـ شائع في مغطاة البذور ـ نجد أن بقية المرستيم المستمر موازية جانبياً وتحدث في الطبقة السطحية وعلى الأقل طبقة واحدة لاحقة. ويحدث الانقسام الاحديدابي فقط باستثناء الطبقة الداخلية، حيث تنقسم الخلايا في خطين على الأقل، مساهمة في النمو في الطول والعرض. والأسلوبان المتناقضان للنمو موجودان في الطبقات المختلفة، كما اشير إليهما بواسطة الاصطلاح المزدوج. وهذا ربما يعطي الطريقة البسيطة المستنبطة لوصف القمم في كل مجاميع النباتات الوعائية، فيما إذا كانت تحتوي على نوع تنظيم الجسد ـ الكساء أم لا. والتصنيف السابق لقمم الغصن الخضرية إلى سبعة أنواع [408] له اهمية محدودة حيث إن الاختلافات موجودة في النوع الواحد أثناء التطور العرقي، أو في القمة الفردية في المراحل المختلفة من البلاستوكرون، وربما تتجاوز الاختلافات بين الأنواع. وهكذا يمكن تصنيف نفس القمة كأنواع مختلفة في المراحل المختلفة من نموها. وهذا يعمل على تأكيد الاختلافات الكبيرة أثناء التطور العرقي، وصعوبة فرض اي تصنيف قاس (أو صعب). والتصنيف البسيط إلى أحادي وفردي ومزدوج، موضوع على عملية النمو، التي ربما لا تتعرض إلى هذه الصعوبات.

الطفرات والخرافات (Mutants and Chimaeras)

دراسة تركيب الطفرات يمكن أن يكون مفيداً في شرح التحكم الوراثي لبعض العمليات، ودراسة الخرافات قد ساعد على إلقاء الضوء على المصدر الدقيق للأنسجة المختلفة. وعلى الرغم من معرفتنا للعديد من الجينات الفردية للطفرات القزمية للأنواع المختلفة، إلا أن القليل معروف عن تركيبها. وفي نبات الشيخة أوضحت الدراسات المقارنة عن وجود فروق في الحجم والشكل بين قمم الغصن للنباتات العادية والقزمية، وهذا يرجع إلى الفروق في عدد الخلية [35]. والفروق الجينية - الفردية ربما لها تأثيرات تركيبية واضحة. والفروق في الصبغيات أقل خطورة. وتحفيز الكولشسين للقمم الرباعية الصبغيات للفول أكبر من النباتات الثنائية الصبغيات، وهذا يرجع إلى الفرق في قطر الخلية [119]، ولكن، خلافاً لذلك، لوحظ فرق قليل.

وفي بعض الأنواع، حفزت الخرافات البريكليني تجريبياً بواسطة فلويد الكولشستين. وفي مثل تلك النباتات، نجد أن الخلايا الموجودة في الطبقات المختلفة للقمة لها صبغيات مختلفة. على سبيل المثال، في الداتورة، قمم الطبقات الخارجية الثلاثة للخلايا على الترتيب لها أنوية عدد صبغياتها 8n؛ 2n؛ 4n، 4n، 2n، 4n؛ 2n، 8n، 4n، الخ. قد حفزت (شكل 3-7) [447]. وهذه تبقى ثابتة، مما يشير إلى أن طبقتي



(شكل 3-7) قمم البراعم الإبطية لنباتات الداتورة تنمو من البذرة المعاملة بالكلولشسين. ثم الحصول على أنواع مختلفة من الخرافات البريكلينية، ومنها بينها الأمثلة الموضحة. الطبقات الثلاث الخارجية للمرستيم القمي تتعرق منفصلة، وواحدة أو أكثر تصبح عديدة الصبغيات نتيجة للمعاملة. طبقات عديدة الصبغيات خفيفة.

(adapted from Satince, Blakeslee and Avery, [447] table 1, p.902).

الكساء الاثنتين والطبقة الخارجية للجسد تعمل مستقلة عن بعضها. ومن المحتمل تتبع انسجة المنشأ الجانبي للطبقات الخاصة في المرستيم القمي بالمستوى الصبغي [410]. وفي بعض الاجناس، نجد أن الخرافات البريكلينية أقل استقراراً [90]. والأدلة المتعلقة بوظيفة الكساء والجسد يمكن الحصول عليها تجريبياً بتحفير الخرافات.

التركيب الدقيق لمرستيم القمة

(Fine Structure of Apical Meristem)

أجريت إلى الآن دراسات قليلة على التركيب الدقيق لقمة الغصن الخضرية، ومع ذلك عملت بعض الملاحظات على حت أزهار القمم. وعموماً، يتكون المرستيم القمي للخلايا المرستيمية وبها عضيات عديدة؛ والبلاستيدات الأولية موجودة بدلاً من البلاستيدات الخضراء الكاملة النمو. [63، 323] وحتى في الخلايا المرستيمية العالية نلاحظ حدوث بعض الفجوات العصارية، ولكنها صغيرة. وفي نبات Glechoma، نجد أن السيتوبلازم كثيف في خلايا الكساء بمقارنته بخلايا الجسد، ولكن يمكن ملاحظة فروق أخرى قليلة إما بين هذه الخلايا أو بين تلك الخلايا الموجودة في بداءة المنطقة المركزية ومرستيم الكشح [63]. وفي الأنواع الأخرى، يمكن مشاهدة كثافة كبيرة من الصبغيات في خلايا مرستيم الكشح [208]. والأدلة الحاضرة، إلا أنها محدودة، توضح نسبياً الفروق الأقل أهمية في التركيب الدقيق للخلايا من المناطق المختلفة للمرستيم القمي، حتى في الأطوار المختلفة في التطور العرقي.

التأثيرات البيئية (Environmental Effects)

تركيب المرستيم القمي للغصن ونموه يمكن أن يتأثرا بواسطة العوامل البيئية المختلفة، واكثرها تأثيراً الضوء أو فترة استلام والتأثيرات الواضحة، التي تأتي بواسطة طول النهار، أدت إلى حت الإزهار، وستناقش في الفصل 6. والتعريض إلى فترات التحفيز (أي تبادل فترات الضوء والظلام التي تحفز النبات على الإزهار) لفترة أقصر من التي يتطلبها تحفيز الإزهار ربما هي ناتجة عن التأثيرات المختلفة على النمو القمي وتشمل التكوين السريع للورقة. وفي بعض النباتات الخشبية، يمكن أن تتوقف تماماً استطالة الساق وتكوين الورقة في النهار القصير. والمعاملة في النهار الطويل ربما ينتج عنه استعادة النمو.

وفي بعض الأنواع، على الأقل، فإن حجم القمة، وتنظيم وتوزيع أشكال

الانقسامات داخل القمة تكون متشابهة فيما إذا كانت النباتات في الضوء أو ظلام كامل. [73، 509] وفي الأنواع الأخرى، زيادة الضوء تزيد من نمو القمة [263]. وهذه أمثلة قليلة عن كيفية تأثير العوامل البيئية لتركيب ووظيفة مرستيم قمة الغصن.

منشأ الأعضاء الجانبية (Original of Lateral Organs)

تكوين منشأ الورقة (Formation of leaf primordia)

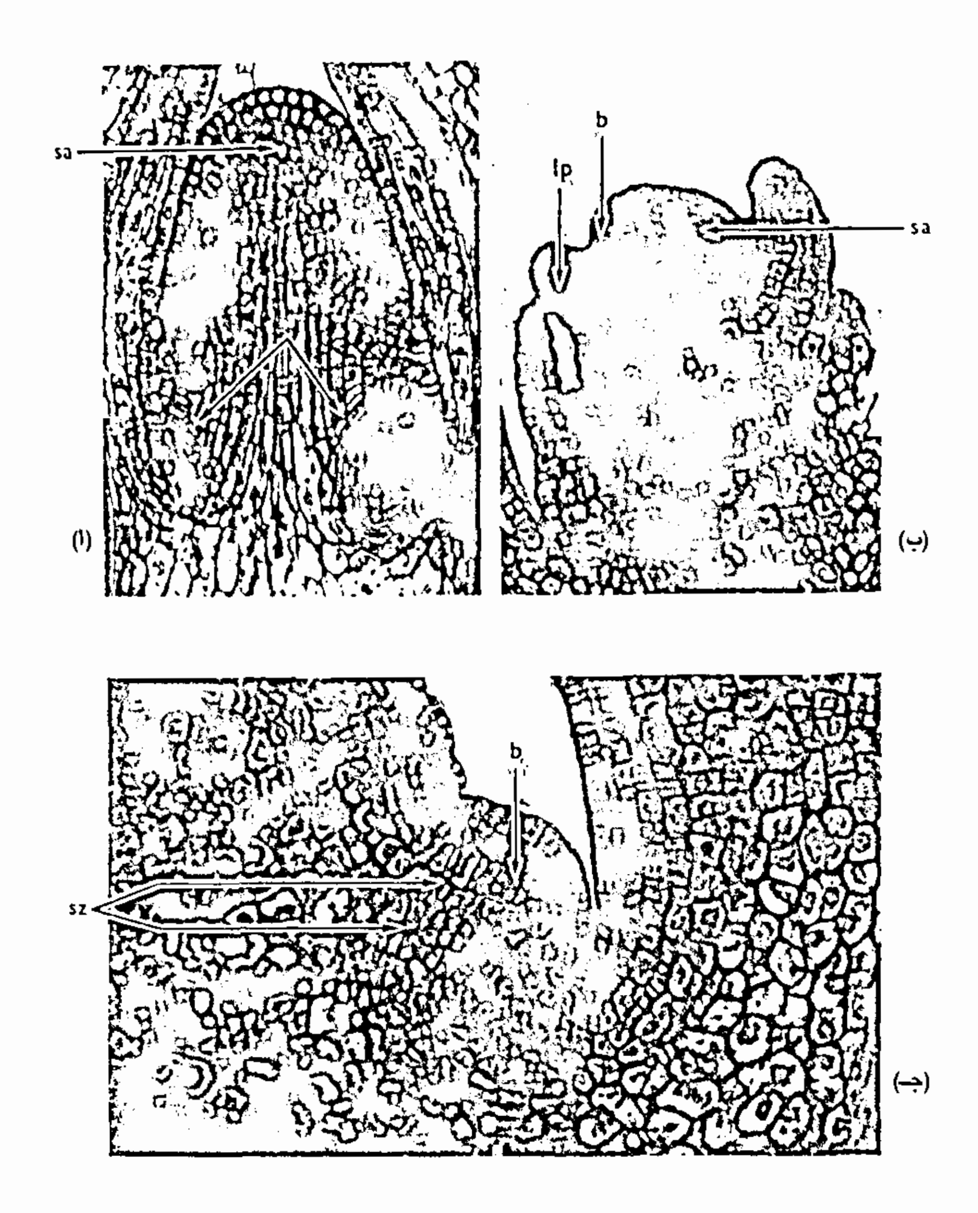
في معظم مغطاة البذور، يتكون منشأ الورقة بواسطة الانقسامات البريكلينية في الطبقة الثانية للخلايا في المرستيم القمي (شكل 5-3). وهذا يتبعه انقسام أكثر اتساعاً في الأنسجة المجاورة. وفي بعض ذوات الفلقة الواحدة ربما تأخذ الانقسامات البريكلينية مجراها في الطبقة السطحية للكساء. وتحدث بداءة هذه الانقسامات في المناطق المتمركزة في القمة، وطبقاً لنظام التوزيع الورقي؛ في الأنواع التي يحدث فيها التوزيع الورقي متصالباً أو سوارياً باستمرار في أكثر من مركز واحد على قمة المرستيم. ثم ينمو منشأ الورقة عمودياً إلى أعلى وأخيراً يمتد جانبياً.

وحيث إن جزءاً من نسيج القمة المرستيمية يستعمل في تكوين منشأ الورقة، فالمرستيم سيكون في طور المساحة الأقل مباشرة بعد ابتداء منشأ الورقة ومساحة أكبر مباشرة قبل تكوين منشأ الورقة. وكما أشير، فإن الفرق في مساحة أو حجم المرستيم أكثر وضوحاً في الأنواع المتصالبة التوزيع الورقي، عندما يتكون اثنان من منشأ الورقة باستمرار في الأمكنة المتقابلة على المرستيم (شكل 3-4 د).

تكوين الورقة ونموها نوقش بتوسع في فصل 5.

تكوين البراعم الجانبية (Formation of Lateral buds)

في معظم مغطاة البذور، يشغل منشأ البرعم الجانبي الأمكنة العلوية والإبطية axillary لمنشأ الورقة. وتتكون في الغالب متأخرة قليلاً عن منشأ الورقة المقابلة، وعموماً عند تكون البلاستوكروم الثانية أو الثالثة. وتحدث الانقسامات الاحديدابية في المناطق الأخرى للمرستيم القمي؛ وهذا يحد مرستيم البرعم عن بقية القمة، ويكون بما يسمى بمنطقة الصدفة Shell zone (شكل 3-8 أ و جـ). والانقسامات البريكلينية تأخذ مجراها من الطبقة الثالثة للخلايا. والانقسامات في الخطوط المختلفة تتلو في مرستيم البرعم، ويصبح منتظماً ليكوّن المرستيم القمي الذي يشبه غصن الآباء وربما يبدأ ليعطي منشأ الورقة. وعموماً، نجد أن البراعم



(شكل 3-8) قطاع طولي القمم الغصن توضح بداءة البراعم الابطية ـ كساء بطبقتين في قمة الغصن الرئيسية واضحة في (أ) و (ب). (a) alternanthera philo. منشأ البرعم الابطي الغير متساوي الحجم، محدد بمنطقة الصدفة الواضحة. (sz)، موجودة في محاور منشأ الزوج المتقابل للورقة 200 x. (b) Hydrocharis تداخل منشأ البرعم (ب) في ابط منشأ الورقة الفنية (lp) في أعلى قمة مرستيم الغصن (s a) .200x. (ج) Acorus. برعم في ابط منشأ الورقة الاكبر، يمكن رؤية جزء منه على اليمين تشترك طبقات عديدة في بداءة البراعم.

الإبطية لا تمر بالنمو الكثير إلى حين استكمــال العمليات العــادية للنمــو وتصل مكــاناً بعيداً قليلاً بمسافة عن قمة الآباء.

وفي بعض الأنواع نجد أن تكوين البرعم الجانبي لا يأخـذ مجراه إلى فتــرة فيما بعد، عندما تكون الورقة المقابلة مسنة. مثل هذه البراعم تنمو إما بــالتمايــز للخلايــا المتحوصلة أصلاً، أي باستعادة النشاط المرستيمي في الخلايــا المتمايــزة، في الغالب برنشيمية، أو من بعض الجيوب للنسيج المرستيمي الذي أصبح معزولاً عنه بواسطة التحوصل والتمايز للأنسجة المتــداخلة، وبقيت ســاكنة أو مثبطــة إلى حين تحفيــزها لتتطور إلى مرستيمات البرعم النامية بنشاط.

وربما يحدث تفاوت في النمط العام لتكوين البرعم الجانبي، أو ينشأ منشأ البرعم الابطي في القمة المرستيمية العليا، أثناء البلاستوكروم الأولي للورقة المقــابلة (شكــل 3-8 ب). وهذا غير عادي، وربما لا توجد البراعم في محاور كل الأوراق على الغصن، ولكن ربمــا تحدث في مقطــع أو في خطــوات منتظمــة. وفي بعض الأنــواع المتقــابلــة الأوراق، نجد أن البرعمين الإبطيين الموجودين على العقدة ربما يكونان غير متساويي الحجم ولهمــا قدرات مختلفــة على النمــو الــلاحق (شكــل 3-8 أ). [61] و [126] و [466] وفي بعض الأنــواع على سبيــل المثال في الجــولق أو الرتــم Ulex europoeus، نجــد أن البراعم الجانبية ربما تتطور إلى أشواك Thorms، حيث تمر بتغيرات تركيبية عميقة. وفي الرتم يزداد ارتفاع قمة البرعم بسرعة باستطالة المرستيم الضلع، ويتوقف منشأ الورقة والبرعم عن التكوين. والخلايا الأبعد من قمة الغصن تصبح قصيبية، وتتلــو التغيرات التركيبيــة الأخرى. [49] ومثــل هذه المــلاحظات تكشف عن شكلــه مهمة عن العوامل المستخدمة في التحكم في التطور العادي للمــرستيم غير المحــدد، وعن كيفية ممــارسة تــأثيرهــا. وفي التجارب الحــديثة بــاستعمال الرتــم، استطاع Millington, Bieniek [44] منع تطورها كأشواك، ومع هذا ربما يكون مختلفاً لعدة بلاستوكرونــات. ويتضح أن التنظيم الهرموني المعقد يستخدم هذه المشكلة التي تستحق البحث.

وربما ينهض منشأ البرعم عرضياً من الأعضاء والأنسجــة المختلفة للنبــات، وفي الغالب بواسطة نقض التمايز de-differentiation للخلايا البرنشيمية. وتنشأ غــالبية البراعم العرضية خارجياً، مثلما تعمل مرستيمــات البرعم الإبطي، أي من الأنسجــة السطحيــة. وفي بعض الأنواع النبــاتية ربمــا تنشأ البــراعم العرضيــة داخليــاً من الأنسجة الراسخة [149] و [415]. والأسباب التي تحفز الخلايــا الهامــدة على الانقســام، وتصبح نشطة مرة أخرى بهذه الطريقة، وتسبب تنظيم الخلايا إلى مرستيم البرعم، هي عميقة جداً ولم تعرف بعد. والعــوامل الهــرمونيــة تستخدم بــوضوح، ولكن من

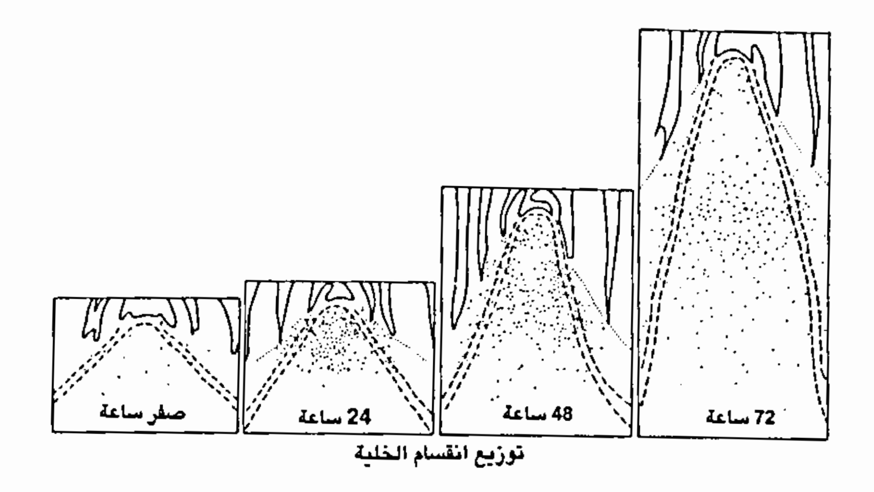
المؤكد انها لا تعطي جواباً كاملاً. وفي حالة البـراعم الإبطية، تـوجد أدلـة جيدة عن تطابق التفاعل بين البرعم ووقته المقابل؛ وتختلف هـذه العلاقـة في المراحـل المختلفة للنمـو. وفي الأطوار المبكـرة من الملاحظ أن منشـأ الورقـة الفتية يحفـز نمو بـرعمه الإبطي [481]، ولكن الآلية المستخدمة غير مفهومة.

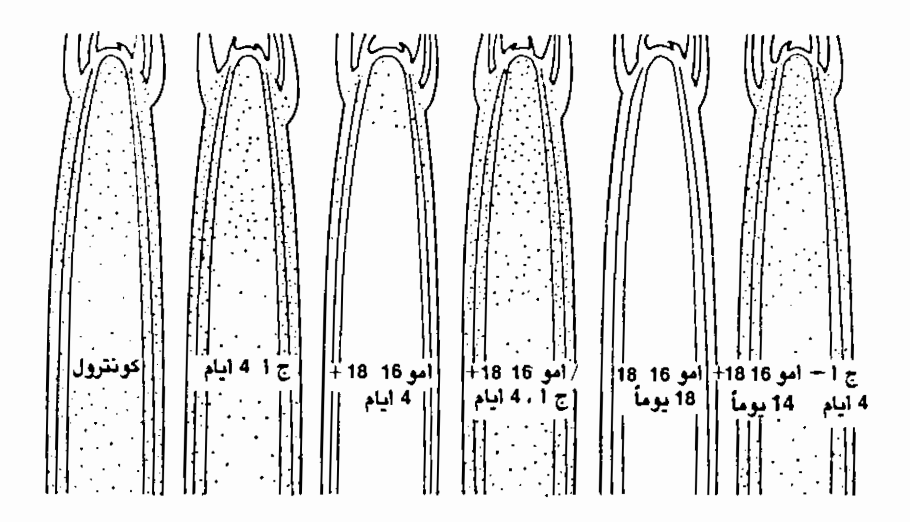
استطالة الساق (Stem Elongation)

بينمـا يعطي المرستيم القمي للغصن إلى الأعضـاء الجانبيـة ومحل (أو مـوضع) تمايز الأنسجة الابتدائية، إلا أن نمو الساق في الطول يمكن نسبته أساساً إلى نشاط المنطقـة تحت القمية Sub-apical region. ولقـد اقترح حـديثاً [435] أن هـذه المنطقة سـوف تتحول إلى مـرستيم الاستطالـة الابتدائيـة Primary elongating meristem مفضلاً ذلك عـلى الضلع rib أو مـرستيم النخاع pith meristem. حيث إنـه يشتمل على أكثر من نخاع في الاستطالـة، وربما هـذا الاصطلاح الجـديد هـو المفضل. وفي الغالب يُوجد انتقال تدريجي نوعاً ما من منطقة المرستيم القمي إلى المنطقـة تحت ـ القمية، وبالتالي ربما من الخطأ اعتبار استطالة المرستيم الابتدائي حقيقـة المرستيم الإضافي [438]. وفي الغالب تقع المرستيمات الإضافية بين الأنسجـة الأكثر تمـايزاً. أي مع الحدود الدقيقة مقارنة بما يوجد هنا.

يساهم كل من انقسام الخلية واستطالتها في نمـو الساق في الطـول، وفي الأنواع النباتية المُسوّقة نحو حدوث انقسـام الخلية واستطـالتها في المنطقـة تحت ـ القمية. وفي النباتات القرصية يوجد نشاط قليل في هذه المنطقة وحدوث القليل من استطـالة الساق. ويمكن استطالة النباتات القرصية تجريبياً بإضافة حامض الجبرليك (شكل 3-9 أ) [437]. هذه المادة تحفز الانقسام في المنطقـة تحت ـ القمية للغصن، والأشكـال المحفزة تتجه أساساً عرضياً وبذلك تؤدي إلى استطالة الساق. وفي الأنواع المُسوّقة، مثل الأقحوان يحدث الانقسام عادياً في المنطقة تحت القمية؛ ومن المحتمـل أن تكون الكمية الطبيعية للجبرلين الداخلي أعلى. ومعاملة مثل هذه الأنواع بـإضافـة حامض الجبرليك لها تأثير قليل أو قد لا يوجـد لها تـأثير، ولكن يمكن التقليـل من الانقسام الفتيلي، وأن استطالـة الساق تثبط كثيـراً، بمعاملتهـا بمعوقـات النمو [439]. ومعـاملة النبات بالجبرلين يمكن التغلب على تأثيرات المثبط على انقسـام الخلية أو الاستطـالة (شكل 3-9 ب).

ولقد أشارت هذه التجارب إلى أن استطالة الساق تحدث عـادياً في المنطقـة تحت القمية، أو الاستطالة الابتدائية للمرستيم، وأن نشاط هذا المرستيم على الأقل جزئي يتم التحكم فيه بواسطة حامض الجبرليك. وفي بعض الأنواع النباتية، مثل عـاريات





(شكل 3-9) تأثير حامض الجبرليك على انقسام الخلية في المنطقة تحت ـ القمية لغصن النبات القرصي Samolusp. 25 ميكروجرام ح أ$_3$ اضيفت عند 0 و 24 ساعة . كل مخطط يمثل متوسط 64 مليميكرون من قمة الغصن كل انقسام يشار إليه بنقطة. حدود النسيج الوعائي موضحة بواسطة الخطوط المتقطعة.

(From Sachs, Bretz and Lanz, [437] Fig. 1A, p.377).

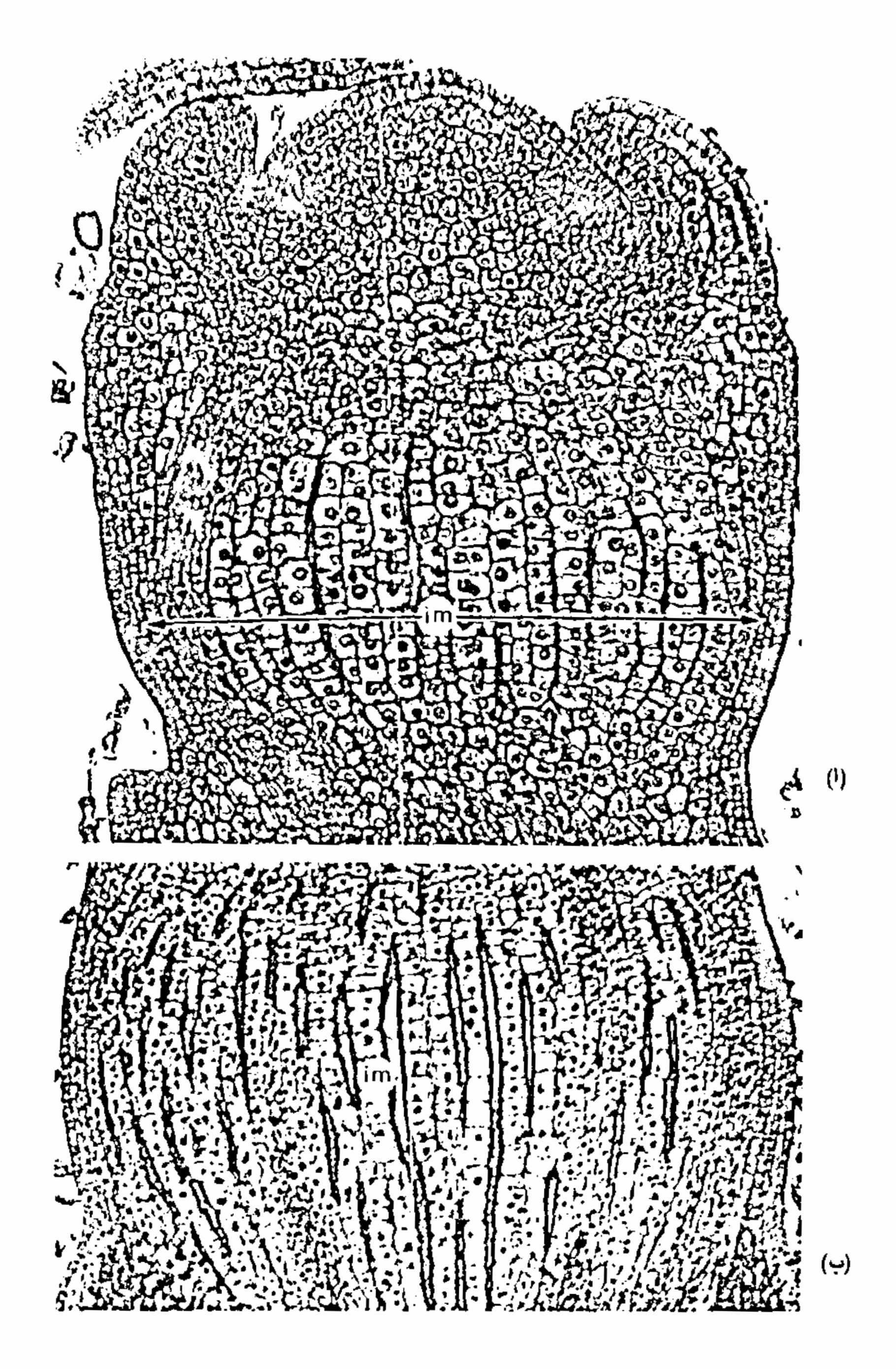
(b) تأثير ح أ$_3$ ورباعي الأمونيا مثبط النمو امو 1618 على انقسام الخلية المتجهة عرضياً لنبات الاقحوان. أشكال الانقسام المتجهة عرضياً (نقاط) في متوسط 60 مليميكرون من قمة الغصن موضحة. المعاملات المختلفة، وعدد الأيام بعد المعاملة أن المادة جمعت او أعطيت معاملة ثانية، موضحة على الرسم. ح أ$_3$ يمكن أن يتغلب على تأثير تثبيط أمو 1618 على انقسام الخلية.

(From Sachs, Lang, Bretz and Roach, [439], Fig.1, p.262).

البذور الجنكو، نلاحظ تكوين أغصان النهار الطويل والقصير على السواء على نفس النبات. ومرفولوجيا، هذا يختلف أساساً في درجة امتداد السلمية. وفي الجنكو نجد أن أنواع أغصان نباتات النهار القصير والطويل متشابهة في البداية، ولكن من ثم تلك الأغصان تصبح طويلة ـ والتي تنتج اكسين أكثر ـ تحتوي على المرستيم الضلعي المتميز، أو مرستيم الاستطالة الابتدائية، بينما نجدها غير موجودة في الأغصان القصيرة [224]. وهكذا توجد علاقة واضحة بين استطالة الساق ووجود المرستيم تحت القمي.

وفي المرستيمات الإضافية الحقيقية، أي مرستيمات المناطق الإضافية الموجودة بين منطقتين من التمايز، يحدث النسيج المتحوصل من الأوراق والسلميات لكثير من نباتات ذوات الفلقة الواحدة، ويفلت الإزهار وأعناق الأزهار لبعض الأنواع النباتية، وحامل متاع نبات الفول السوداني، والعضو الذي ينمو إلى أسفل ويحمل الثمار المتكونة تحت التربة. والمرستيمات الإضافية التي من هذا النوع ربما تمتد حول مساحة كبيرة؛ وفي الغالب تتوجه أشكال الانقسام عرضياً، مما ينتج عنه فيلم طويل من الخلايا (شكل 3-10). والخلايا عالية التحوصل وتحتوي على بعض الميزات العادية التي تتزامل مع الخلايا المرستيمية.

والمرستيم الإضافي للحامل المتاعي للفول السوداني يمتد إلى حوالى 5 مليمترات، وأن المنطقة التي يحدث فيها الانقسام الأعلى تتطابق مع منطقة الاستطالة الأعلى للعضو [269]. وفي سوق نباتات الفلقتين الأخرى، نجد أن المرستيم الإضافي على قمة الساق، تحت الزهرة مباشرة. وفي سوق وأوراق نباتات الفلقتين، نجد في الغالب أن المرستيم الإضافي موجود في قاعدة العضو أو السلمية، أو قريباً منها. وفي سلميات العديد من ذوات الفلقة الواحدة، يحدث انقسام الخلية واستطالتها في وقت واحد وفوق المرستيم الإضافي؛ ولكن يقتصر نمو السلمية في ما بعد على استطالة الخلية [173]، [306]. وفي سلميات ذوات الفلقتين مثل عبّاد الشمس والليلج، حيث لا يستخدم المرستيم الإضافي الحقيقي، النمو، يشتمل على انقسام الخلية واستطالتها، ويأخذ مجراه مبدئياً خلال كل السلمية ولكن يقتصر فيما بعد على المستويات العالية المتتالية [576]. ويثبط النمو إذا قطع منشأ الورقة فوق السلمية في وقت مبكر. وتشير دراسات عباد الشمس [293] إلى أن الأوراق الفتية هي مصادر العامل اللازم لاستطالة السلمية. والتجارب تؤيد وجهة النظر التي تقول بأن هذا العامل ربما يكون جبرلين أو مادة مشابهة. وفي السعد Cyperus alternifolius، حيث تمر السلمية المفردة باستطالة كبيرة، والتوازن بين النمو باستطالة الخلية في المرستيم الإضافي واستطالة الخلية أيضاً تتغير مع الزمن [177]. وتشير التجارب الجراحية إلى أن المحفز الذي



(شكل 3-10) المرستيم البيني (im) في عنق زهرة Nuphar. وفي النهاية ربما يستطيل العنق لعدة أقدام. (أ) قطاع عرضي لمنشأ الزهرة الفتية، توضح الأكداس العمودية للخلايا مكونة المرستيم البيني في عنق الزهرة. x 170. (ب) جزء من منشأ عنق الزهرة المسنة موضحاً المرستيم البيني. x 100.

يؤدي إلى تمديد نشـاط المرستيم الإضـافي الذي يـأتي من الأوراق الكاملـة التمدد، مفضلاً ذلك عن البراعم الإبطية. إذا قطـع رأس الساق أو العمـود، يتوقف امتـداد السلمية. ويمكن استبدال التأثير المحفز للأجزاء المقطوعة بإضافة حامض الجبرليك وبنزيل أدنين، وهكذا تمديد نشاط هذا المـرستيم من الواضـح أنه يحتفظ بـواسطة الجبرلينات والسيتوكينينات المنبعثة من الأجزاء العلوية للغصن؛ وهذا يؤثر عـلى كل من انقسام الخلية واستطالتها [178]. والأدلـة الأخرى التي تـورط الأوراق الناميـة في التحكم في خط انقسام الخلية في الساق [375]. وهذه الملاحظات تؤكـد مرة ثـانية عـلى العلاقة الوطيدة، تركيبياً وفسيولوجياً، بين الأوراق والساق، الأجزاء المكونة للغصن.

ومن المؤكد بقوة أيضـاً أهمية تـوجيه مغـزل الانقسام في التـأثير عـلى استطالـة الساق، فيما إذا كان يستخدم العامل أسـاساً أو لا يستخـدم. إلى حد الآن القليـل معـروف عن تحكم النبات عـلى انقسام الخليـة ـ أو، بالطبـع، استطـالـة الخليـة ـ والمطلوب دراسات تجريبية أكثر.

ووجود المنطقة المرستيمية، النسيـج غير المتميـز بين المنطقتـين الناتجتين نسيج الساق يعني أن التوصيلات الوعائية يجب الاحتفاظ بها خـلال المنطقة المـرستيمية. وبالطبع هذه هي الحالة، ويتكون الخشب في الغالب من العناصر الحلقية والحلزونية التي تمدد بسهولة. [172، 269] وفي أغلب المناطق المرستيمية للنبـات، بالطبـع، نجد أن تمايز الأنسجة الوعائية غير موجود.

الأنسجة الابتدائية (Primary Tissues)

يتكـون الساق من ثـلاثة أنظمـة نسيجيـة، منشـأ البشرة والـوعـائي والنسيـج الأسـاسي. النسيج البشري، أو البشرة، يتمـايز من الطبقـة السطحية لمـرستيم قمة الغصن أي طبقـة الكساء الخـارجيـة في مغطـاة البـذور، والتي بـالتـالي تتكـون من مشتقـات المـرستيم القمي، ويتمـايـز النسيـج الأسـاسي من المـرستيم المحيطي أو مرستيم القمي، ويتمايز النسيج الأساسي من المرستيم المحيطي أو مـرستيم الكشح والمرستيم الضلعي، حيث تمر العملية بالتحوصل السريع. وتمايـز النسيج الـوعائي مهم جداً والخلاف لهذه الظاهرة، سيناقش بشيء من التفصيل فيما بعد.

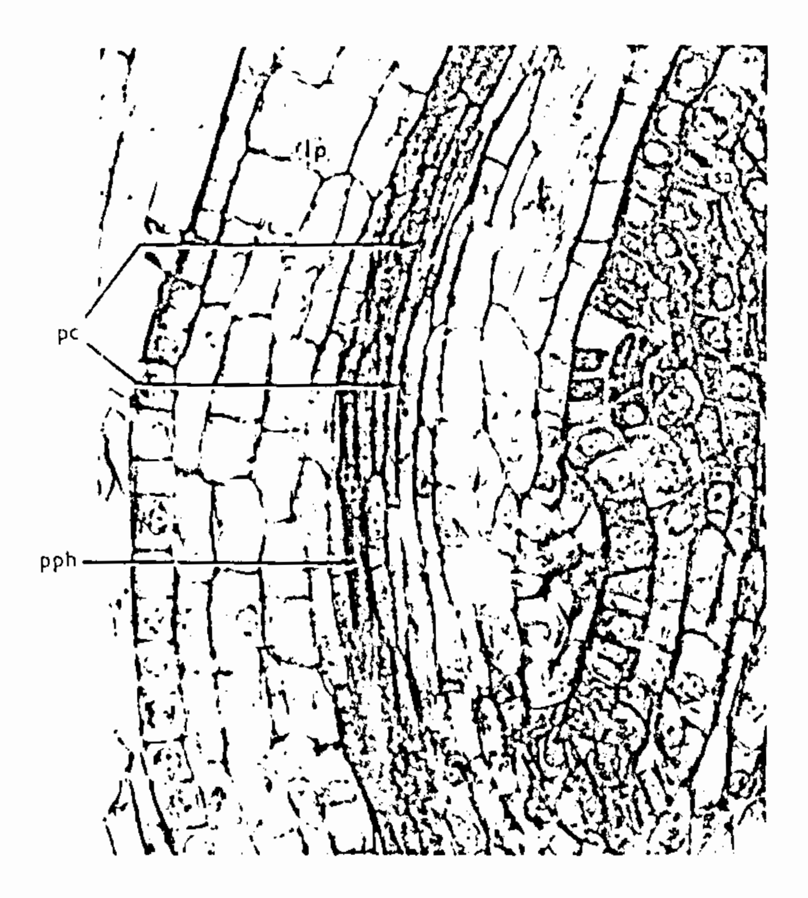
تمايز الكامبيوم الأولي (Differentiation of Procambium)

تتكون المنطقة البعيدة لمرستيم القمـة من الخلايـا التي تمتلك سيتـوبلازم كثيفـاً وحـويصلات صغـيرة، والتي تصطبـغ في الغـالب بصفـة كثيفـة (شكـل 2-4). وفي

سلاسل التعاقب القاعدي من القطاعات العرضية من قمة الغصن الخضرية النمو، والتغير الأول الملاحظ هو التحوصل التدريجي للخلايا للنسيج المستقبلي، وهذه الأوراق عبارة عن أسطوانة كثيفة الصبغة، ذات الخلايا العالية السيتوبلازم، وترى كحلقة من القطاع العرضي. وهذه الحلقة أعطيت أسماء مختلفة، ولكن يطلق عليها الآن المرستيم المتخلف residual meristem، من الاعتقاد أنه يكون راسب النسيج المرستيمي للمرستيم القمي. وفي داخل هذه الحلقة تصبح واضحة المناطق الكثيفة الصبغة، على انبثاق التعاقب القاعدي في الغصن (شكل 3-13 أ). وهذه المناطق تمتلك علاقة طوبوغرافية مع منشأ الورقة، وبالطبع تكوّن الكامبيوم الأولي الذي ينمو كمسارات ورقية. والبقية المتخلفة للمرستيم تمر تدريجياً بالتحوصل والتمايز كبرنشيمة بينحزمية؛ وهكذا، من اشتقاق هذا النسيج نجد أن الكامبيوم الوعائي البينحزمي يتمايز تدريجياً أثناء النمو الثانوي في الكثير من ذوات الفلقتين وعاريات البذور.

ويتكون الكامبيوم الأولي، من خلايا كثيفة السيتوبلازم عالية المرستيم التي تستطيل في الخط الطولي للمحور (شكل 3-11). وتمر بانقسامات متكررة. ولقد أوضحت دراسات التركيب الدقيق لخلايا الكامبيوم الأولي الصورة غير العادية للخلايا المرستيمية، وتشمل البلاستيدات الأولية، ونواة كبيرة. وفي أغلب النباتات البذرية التي درست بالتفصيل وجد أن الكامبيوم الأولي متصل مع الكامبيوم المسن، الأكثر تمايزاً للنسيج الوعائي في الساق، والفحوص الدقيقة للسلاسل العرضية والقطاعات الطولية أمر ضروري لترسيخ هذه الحقيقة؛ [186] حيث إن برنشيمة الفرج الورقية التي توجد في السطح السفلي للأوراق ربما تظهر مبعثرة الكامبيوم الأولي إذا درست قطاعات قليلة فقط.

وفي قمم الغصن لأغلب مغطاة البذور نجد أن الكامبيوم الأولي لا يوجد فوق مستوى منشأ الورقة الفتية. وفي معظم النباتات المائية التي لها مرستيم قمي طويل ومنشأ ورقة صغير يتكون نسبياً بعيداً عن مركز القمة، وفي بعض الأوراق الصغيرة للسرخسيات، يمكن مشاهدة الكامبيوم الأولي فوق مستوى منشأ الورقة الأصغر [8]. مثل هذه المشاهدات ترجع إلى التناقض الكلاسيكي فيما إذا كان النسيج الوعائي ورقياً Fol-iar أو ساقياً Cauline في الأصل. وكما أشارت العديد من الدراسات الحديثة، [96، 168] إلى أن التمييز بين المكونات الورقية والساقية للغصن اصطناعياً إلى حد ما. كما تشير التجارب التي حطمت فيه منشأ الورقة بخرقها كلما ظهرت، إلى أن بعض تمايز الكامبيوم الأولي يتبع المرستيم القمي الخالي من الأوراق. وفي القمم المعاملة، تتكون حلقة الكامبيوم الأولي غير المعلقة بواسطة فُرج الورقة [550]. وحدوث



(شكل 3-11) الحزمة الوعائية لمنشأ الورقة الفتية النمو (lp) لنبات alternauthera كما ترى في القطاع العرضي. تتكون الحزم أساساً من كامبيوم أولي كثيف الصبغة (pc)، ولكن بعض اللحاء الأولي قد تمايز سفلياً. جزء من قمة الفصن (sa) يمكن رؤيتها على اليمين. 500 x.

الكامبيوم الأولي، والأنسجة الوعائية المتمايزة فيما بعد، في السويقة تحت الفلقية للشكل المتقلص لطفرة الورقة الرمحية للطماطم [78]، الذي لا توجد فيه أوراق وإن وجدت فيوجد فقط منشأ الفلقة في مرحلة البداية، وتشير الدراسات أيضاً إلى أن بعض النسيج الوعائي يمكن أن ينمو في الساق أو مساوية في غياب الأوراق.

ويمكن إعطاء بعض الاعتبارات إلى العوامل التي تتحكم أو تحفز تمايز الكامبيوم الأولي. ولقد أشار Wardlaw [547] إلى أن الكامبيوم الأولي، أو النسيج الوعائي الابتدائي، دائماً يتمايز في علاقة مع المنطقة المرستيمية النشطة النمو، مما يقترح وجود عامل (أو عوامل) من النمو المرستيمي النشط مساعداً في حركة تمايز

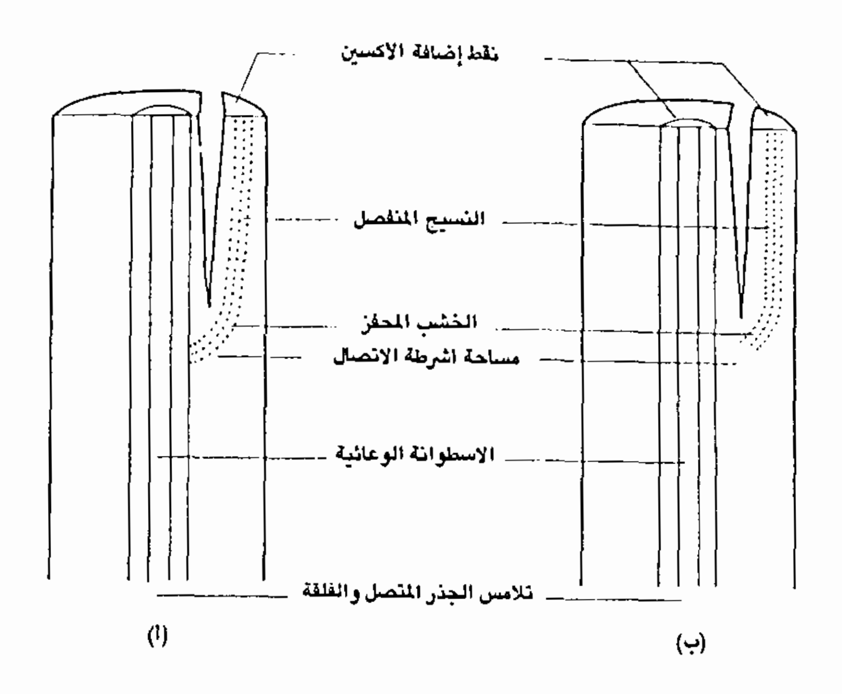
الكامبيوم الأولي. والكثير من الأدلة تؤيد هذه الفكرة. على سبيل المثال، أزال Young [586] منشأ الورقة الأصغر الثانية من قمم الترمس حيث وجد أن النسيج السفلي يتمايز كبرنشيمة؛ إذا أضيف إندول حامض الخليك في عجينة اللانولين إلى جذع نسيج الورقة الموجود تحتها في بقية المرستيم ولكن لم يتمايز ككامبيوم أولي. ولقد افترض أن الأكسين يشتق من منشأ الورقة الفتية مسبباً النسيج السفلي على البقاء مرستيمياً، ولكن بعض العامل الآخر الناتج من نمو الكامبيوم الأولي، والذي أطلق عليه ديسمين desmin، مطلوب لتحفيز تمايز الكامبيوم الأولي. والمطلوب تجارب أخرى ذات الطبيعة العامة.

وهناك وجهتا نظر متعارضتان إلى حد ما ـ من المحتمل التوفيق بينهما ـ قد برزتا بسبب الملاحظات المتضاربة على اتجاه التمايز للكامبيوم الأولي. وفي الكثير من مغطاة البذور التي درست بالتفصيل، نجد أن الكامبيوم الأولي لمنشأ الورقة في تعاقب قمي [165، 167] وفي القليل من مغطاة البذور وعدد من عاريات البذور شوهدت الحزم مع علامة بمراكز منشأ الورقة الذي لم يتكون. [168] وحديثاً سجلت ملاحظات مشابهة للأغصان الشوكية للرقم (أو الجولق) [93]. والمشاهدات السابقة قد قادت إلى وجهة النظر القائلة بأن حزمة الكامبيوم الأولي ربما تحدد مركز الكامبيوم الأولي للورقة [224، 494]. وفي تجارب مغطاة البذور والسرخسيات [549، 554] نجد أن الحز، الذي يفصل أياً من حزم الكامبيوم الأولي النامية في تعاقب قمي أو يكون حاجزاً بينها وبين مركز الكامبيوم الأولي، الذي يعمل تحت منشأ الورقة الأولي والمراكز المستقبلية لمنشأ الورقة المستقبلي. وبالرغم من منشأ الورقة يتكون في هذه المراكز، إلا أنه من المعروف في تجارب أخرى أن الأمكنة الأصغر لم تحدد على نحو حاسم في هذا الوقت [460، 549]. وبناء على ذلك استنتج أن حزم الكامبيوم الأولي لم تحت منشأ الورقة، على الأقل في الأنواع النباتية التي درست. وكما أشار Allsop، إلى أن النشاط الأيضي الهائل في المرستيم القمي يجب أن يسبق النمو الحقيقي للكامبيوم الأولي؛ وتكوين منشأ الورقة وتمايز حزمة الكامبيوم الأولي بالنسبة إليها ربما يعتبر مظاهر متممة للعملية الواحدة [404]

وتمايز حزم الكامبيوم الأولي للبراعم الجانبية (أو الإبطية) ربما يكون في تعاقب قمي أو تعاقب قاعدي، طبقاً لمكان البرعم. وإذا تكوّن البرعم قريباً من المرستيم القمي؛ يكون التمايز في الغالب في تعاقب قمي؛ ولكن إذا تكوّن بعيداً عن القمة، من المرستيمات المقطوعة [546] أو عرضياً من الأنسجة البرنشيمية، غالباً ما يتمايز في تعاقب قاعدي وبالطبع ربما لا يترسخ الاتصال مع النظام الوعائي لمنطقة محور الآباء للمرستيم القمي للسرخسيات [548] ومغطاة البذور [26، 550، 555] حيث حُز

بواسطة القطع، وتمايز الكامبيوم الأولي والنسيج الوعائي في الغصن المقطوع ايضاً في تعاقب قاعدي. وهذه الملاحظات تؤيد وجهة النظر [547] القائلة بأن البعض من المادة المنتقلة في تعاقب قاعدي من المرستيم النشط النمو تستخدم في تمايز الكامبيوم الأولي. وكينونة، بالطبع المسيطرة، تمايز التعاقب القمي للكامبيوم الأولي في الأنواع النباتية الكثيرة لا يتطلب اعتباره كأدلة مناقضة لهذه الدراسة. وتشير مشاهدات Wetmore و Rier [580]، التي نوقشت في الجزء الأول فصل 8، إلى أن تمايز وعاء العقد في الكالاس يأخذ مجراه عند مصدر الأكسين والسكروز وكل محل البرعم. وهكذا يتضح أن تمايز النسيج الوعائي (في هذه الحالة لا يشتمل على الكامبيوم الأولي)، أو بواسطة التقدير استقرائياً، للكامبيوم الأولي، ربما يأخذ مجراه عند بعض النقاط على المنحدر. وفي حالة المرستيمات القريبة من الكامبيوم الأولي المتمايز، هذه النقطة سوف تقع داخل منطقة الكامبيوم الأولي، وسوف يستمر التمايز بحكم الظروف في تعاقب قمي كمصدر للنمو إلى أعلى، أو يظهر كذلك، إن بعض التمايز القاعدي ربما يضاف إلى الكامبيوم الأولي الموجود أصلاً. ولكن في حالة المرستيمات التي على مسافة من الكامبيوم الأولى المتمايز ـ على سبيل المثال، المرستيمات المفصولة أو القمم المعزولة ـ ويحدث التمايز أولاً عند نقطة معينة على المنحدر ومن المحتمل سوف يسبق التعاقب القاعدي (حيث إنه توجد استطالة قليلة للمحور) والتعاقب القمي. وهذا الشرح بدون شك مفرط في البساطة، وخاصة في بعض الأنواع، فإن بعض مسارات الورقة ربما تتمايز في تعاقب قمي وأخرى في تعاقب قمي أو حتى في الاتجاه المزدوج. [168] ومن ناحية أخرى، فمن المعقول أن وجهة النظر التي قدمت هنا بالطبع ربما تعطي التفسير المحتمل لهذه المشاهدات.

وعلى الرغم من أن تمايز عناصر الخشب أكبر من الكامبيوم الأولي، فسوف نجد أن بعضاً من تجارب Sach's على السويقات فوق الفلقية المقطوعة للبازلاء مناسبة هنا. عملت قطوعاً أو جروحاً في السويقة فوق الفلقية بطريقة ما للعزل الجزئي لشريحة النسيج (شكل 3-12 أ). وإذا أضيف 0.1% من إندول حامض الخليك في عجينة اللانولين إلى حافة النسيج، فإنه تتمايز حزمة الخشب في برنشمية القشرة وتمر بين نقطة إضافة الأكسين والاسطوانة الوعائية. وإذا أضيف أ ح خ إلى حز الاسطوانة الوعائية وفي نفس الوقت يضاف إلى حافة النسيج، فنجد أن حزمة الخشب تفشل في الاتصال مع نظام حزمة السويقة فوق الفلقية (شكل 3-12 ب). وبتجارب إضافية أوضح Sachs أن تكوين الاتصال بين حزم الخشب المحفز وحزم الخشب الموجود أصلاً يعتمد على الفرق في تركيز الأكسين المضاف إلى حافة النسيج وإلى الإسطوانة الوعائية، واتجاه مصدر الأكسين. ويتضح للكاتب أن هذه النتيجة



(شكل 3-12) رسم تخطيطي لتصميم تجربة لاختبار تأثير تركيز واتجاه نقل الاكسين على تمايز الخشب، باستعمال السويقة فوق الفلقية للبازلاء. (أ) اضيف الاكسين فقط جزئياً إلى الاهداب المعزولة للنسيج (ب) اضيف الاكسين إلى كل من نسيج الهدب والأسطوانة الوعائية. تحفيز اشرطة الخشب كما تظهره النقط

(From, [442] Fig.2, p.269).

ربما تكون مهمة في تفسير بعض التجارب على السيادة القمية، والتي انطلقت فيها البراعم الإبطية من السيادة ـ أو من مصدر الأكسين في الساق الأصلية ـ كلاهما ينموان ويكونان الحزم الوعائية التي اتصلت مع عمود الحزمة. وفي الأغصان المتصلة، من المحتمل أن الأكسين ينتقل إلى أسفل في الحزمة الاصلية، وحزم البرعم في الغالب لا تتصل بالعمود الأصلي.

وسواءً كان المنحدر الطولي في بعض المواد أو المادة مهماً أم لا في تحكم تمايز الكامبيوم الأولي، فمن المحتمل أن المنحدر العرضي عبر المحور ربما يعمل في التحكم في مكان تمايز الكامبيوم الأول أو النسيج الوعائي الأولي. وفي القمم المعزولة بواسطة ثلاثة أو أربعة قطوع (حزات) من سدادات النخاع الثلاثية أو الرباعية الزوايا، ومجمل الكامبيوم الأولي الحديث التمايز يتبع تخطيط السدادة. [514] وفي قمة السرخس التي عملت فيها عدة قُطوع تتجه قطرياً، نجد تكوّن نظام وعائي نجمي الشكل عند بعض المستوى تحت محيط النسيج [546]. وهكذا نجد أن المنحدرات، ربما

تكون ذات توتر الأكسين، من المحيط إلى مركز الساق وربما أيضاً له بعض الأهمية في تمايز الكامبيوم الأولي. والأهمية المحتملة للمنحدرات الأفقية سوف تناقش ثانية في فصل 4 بالنسبة إلى الكامبيوم الوعائي.

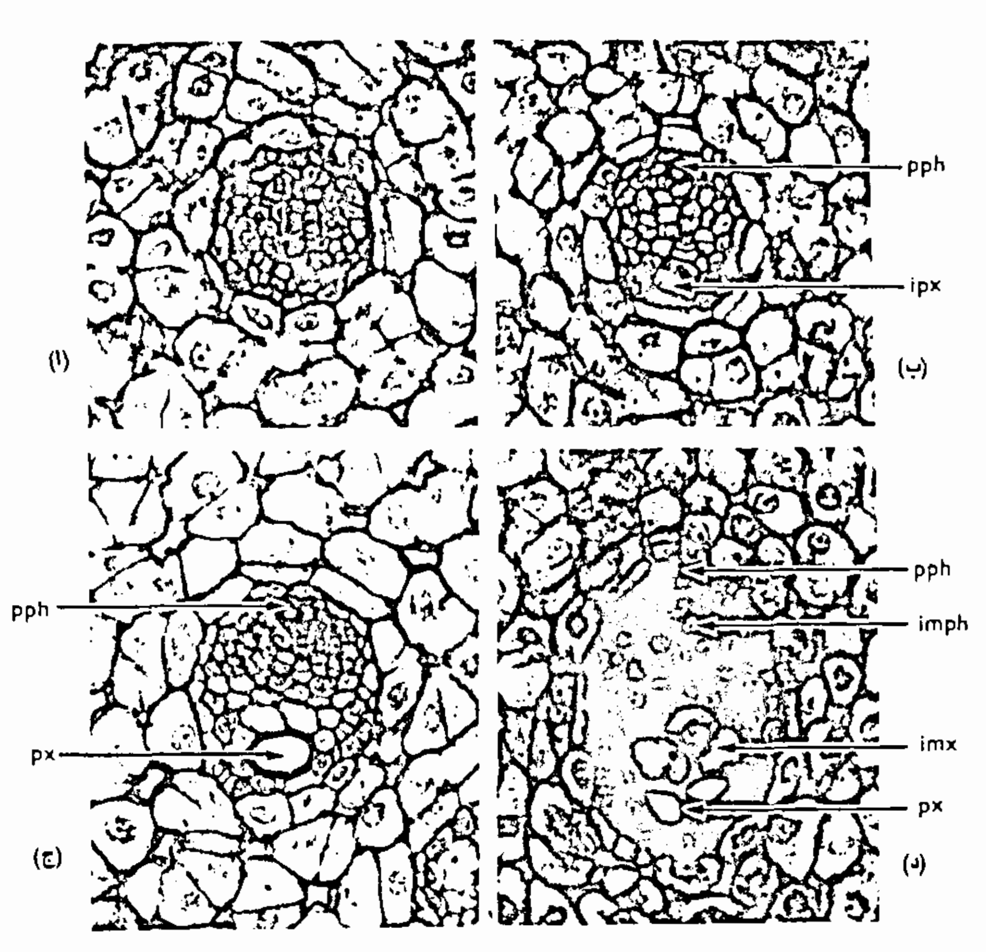
تمايز الخشب الابتدائي واللحاء الابتدائي
(Differentiation of primary xylem and phleom)

وأخيراً يتمايز الكامبيوم الأولي إلى عناصر ناضجة من الخشب الابتدائي واللحاء الابتدائي، وفي معظم ذوات الفلقتين وعاريات البذور أيضاً يساهم، ولو جزئياً، إلى الكامبيوم الوعائي. ويطلق على عناصر الخشب الأول وعناصر اللحاء الأول بالخشب الأولي Protxylem واللحاء الأولي protophloem، على الترتيب.، والعناصر الناضجة للنسيج الابتدائي فيما بعد تصبح خشبا تاليا metaxylem ولحاء تاليا metaphloem. وبمعزل عن الاختلاف المؤقت ولوحظ من الحجم أنه يوجد فرق قليل بين العناصر المتكونة أولاً والعناصر المتكونة فيما بعد.

وفي غالبية مغطاة البذور التي درست بالتفصيل، وجد أن اللحاء الأول، يشبه الكامبيوم الأول نفسه، ويتمايز في تعاقب قمي إلى منشأ الورقة ومتصل مع اللحاء الموجود أصلاً في المحور [168]. والخشب الأول من ناحية أخرى، في الغالب يتمايز أولاً عند قاعدة منشأ الورقة، مع ملتقاه بالمحور، ثم يتمايز بعد ذلك في تعاقب قمي معطياً منشأ الورقة وفي التعاقب القاعدي معطياً الساق. وهكذا نجد أن الخشب في البداية غير متصل. وفي غصون القوليوس، في المرحلة المبكرة قليلا، لوحظ موضع تمايز الخشب في المادة المثبتة أثناء الليل؛ ويحدث التمايز أولاً عند العقدة تحت منشأ الورقة، ومن ثم عند قاعدة الكامبيوم الأولي. [271] وهكذا نجد تمايز حزمتين من بداءة الخشب. ويعتقد أن هذا الموضع من تمايز الخشب ربما يمثل مراكز الزيادة الموضعية في تركيز الأكسين. وأيضاً اتضح بشكل مقنع في القوليوس أن هناك علاقة واضحة بين كمية الأكسين المنتشر الناتج بواسطة منشأ الورقة وكمية تمايز الخشب في الكامبيوم الأولي. [271] والأدلة التي تتعلق بالعوامل التي تتحكم في تمايز الخشب واللحاء نوقشت في الجزء الأول [127] الفصلين 8 و 9.

ويوجد اللحاء الأول المتمايز قريباً من قمة منشأ الورقة مقارنة بالخشب الأول. وهكذا نجد أن سلاسل التعاقب القاعدي للقطاعات العرضية خلال مسار الورقة أو خلال مسارات القطاعات إلى الأوراق المختلفة الأعمار، سوف يظهر الكامبيوم الأول فقط في معظم القطاعات الأبعد، ثم اللحاء الأولي، ثم كلاهما اللحاء الأول والخشب

الاول (شكل 3-13). وتمايز الخشب في الساق غالباً ما تكون الحزمة داخلية البداءة، أو مندفعة بعيداً عن المركز، أي الخشب الأول قريباً من مركز الساق (شكل 3-13 د)؛ وهذا يتناقض مع الحزمة الداخلية البداءة لخشب الجذر. وتمايز اللحاء في الساق، كما في الجذر، أي مندفع نحو المركز، وهكذا نجد أن المنطقة المركزية لشريط الكامبيوم الاولي هو آخر ما يتمايز، ومن هذا النسيج يشتق الكامبيوم الوعائي إن وجد.



(شكل 3-13) مسارات الورقة في الساق الفتية لنبات Acorus كما يظهر في القطاع العرضي للأشكال (أ) و (ب) توضح مراحل في التمايز الذي يحدث في الحزمة الوعائية الواحدة. مركز الساق سوف يكون ناحية قدم الصفحة. قارن الكامبيوم الأولي واللحاء الاولي كما يرى في القطاع العرضي في شكل 3-11. imph اللحاء التالي غير الناضج؛ imx، خشب تال غير ناضج؛ ipx، خشب اولي غير ناضج؛ pc الكامبيوم الاولي؛ pph، اللحاء الاولي؛ px الخشب الاولي. كلها 50 x.

ومعدل تمايز الكامبيوم الأولي إلى خشب ابتدائي ولحاء ابتدائي يختلف ليس فقط في الأنواع النباتية المختلفة، ولكن أيضاً في الأنواع نفسها، أو حتى في الغصن نفسه، تحت الظروف المختلفة. أجريت محاولات لربط عمر البلاستوكرونال لمنشأ الورقة الأول الذي يتمايز فيه اللحاء ويحدث تمايز الخشب أولاً بدقة نوعاً ما في نظام توزيع الأوراق على الغصن [165، 168، 212]. ومن الواضح أن تمايز كل من اللحاء الأولي والخشب الأولي يحدث فيما بعد، أي في منشأ الورقة المسن، في الأغصان العالية التوزيع في النظام الورقي؛ ويتضح أنه من المحتمل أن هذا مجرد مظهر آخر مهم من المعدل العام البطيء من خصائص نمو الورقة لهذه الأنظمة. ومثل هذه الملاحظات تعمل على تأكيد أهمية العلاقات بين الصور التركيبية ومعدلات النمو. وقد درست أيضاً، كما أشار wardlaw [558]، وفي الأنظمة العالية التوزيع الورقي نجد أن الكثير من منشأ الورقة الذي يحيط بالقمة يمتلك أشرطة الكامبيوم الأولي فقط وهذا النسيج يجب أن يكون وظيفياً ملائماً لتدعيم النشاط المرستيمي الهائل. والقليل معروف عن سلوك انتقال المغذيات والمواد الأخرى في الأنسجة مثل الكامبيوم الأولي أو البرنشيمة.

في بعض الأنواع النباتية التي أجريت فيها تحاليل دقيقة على كل النظام الوعائي للساق، مثل الترمس، [392] وجد أن كل الحزم الوعائية يمكن أن تكون لها علاقة بالأوراق أو البراعم الإبطية عند بعض المستويات عبر طولها؛ وربما تعتبر كمسارات ورقية. والكثير من المسارات الورقية ربما تمر في الساق خلال العديد من السلميات، وربما تتصل مع بعضها. وفي بعض الأحيان يطلق على هذا التعقيد من المسارات الورقية بكاذب المحور Sympodia.

وغالباً ما يلاحظ أن الأوراق تزود بكاذب محور واحد من المسارات الورقية تختلف في العمر بواسطة بلاستوكرومات عديدة تتطابق مع عدد سلاسل فيبوناتشي. ومن التجارب التي تشير إلى أن حزم الخشب تثبط على التكوين قريبا من الأشرطة الأخرى التي لها مصدر جيد للأكسين (نوقش في فصل 2، ص.39)، واستنتج Sachs [441] أن أشرطة الحزمة تحفز عالياً بواسطة منشأ الورقة الفتية ربما من الضروري (أو يطرد) أن ينظر بواسطة أشرطة الأوراق الأخرى التي لها العمر نفسه، وربما تختار (أو تفضل) الاتصال بأشرطة الأوراق المسنة التي قد مرت بعمر الانتاج الأمثل للأكسين. ووجهة النظر هذه تؤكد ثانية على العلاقات المعقدة بين النمو، التوزيع الورقي، والتحوصل في الساق. وحتى في بعض السوق التي لها اسطوانات متصلة من النسيج الوعائي يمكن إظهار النسيج بأنه نشأ كمسارات ورقية مميزة. وفي الأنواع النباتية الأخرى، التي لها حزم غير متصلة وأوراقها ربما

تكون موجودة [405]. والسؤال هو المصدر الورقي أو الساقي للنسيج الوعائي الذي سبقت مناقشته بالإشارة إلى الكامبيوم الأولي.

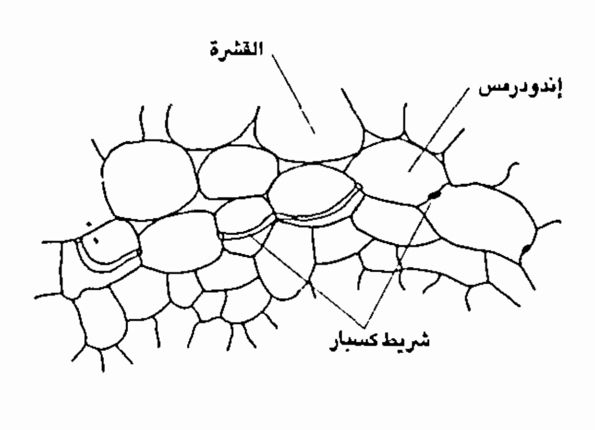
تنظيم الأنسجة الابتدائية (Arrangement of Primary Tissues)

ونلاحظ أن أصناف الأنسجة الوعائية وترتيبها مع بعضها البعض أدى إلى اختلافات التركيب المشاهد في سوق النباتات الوعائية. وهذا الاختلاف يجعل من الصعب أو من المستحيل إعطاء أي قدر مختصر وكاف عن تركيب السوق الابتدائية. ويمكن ايجاد الحسابات التنظيمية التفصيلية لنباتات الفلقتين في دراسات Metcakfe و Chalk [360] وذوات الفلقة الواحدة في كتب Solereder و Meyer [487]، و Metcalke [385] وTomlison [510]. والحساب المختصر للأنسجة التي توجد في السوق الناضجة لمغطاة البذور موضح هنا، يبدأ عند محيط الساق.

يحاط الساق بالبشرة، التي تتكون من طبقة واحدة من خلايا قائمة الزوايا غالباً ما تغطى بواسطة الأدمة أو الكيوتيكل. وفي السوق التي تقوم بعملية البناء الضوئي ربما توجد ثغور Stomata ببشرتها؛ وربما توجد أيضاً الشعيرات الغدية والغطائية. وفي سوق بعض الأنواع النباتية توجد طبقة تحت البشرة مباشرة تختلف في تركيبها عن القشرة وفي منشئها عن البشرة ربما يكون موجودا؛ وهذه هي تحت بشرة hypodermis. وتحت هذه الطبقة، أو مباشرة تحت البشرة، تقع خلايا القشرة، جزءاً من النسيج الأساسي. وفي الكثير من السوق توجد الكولنشيمة Collenchyma قريبة من محيط القشرة، إما ان تكون أسطوانة متصلة أو، من الشائع، توجد غير متصلة في بروز ضلعي. والخلايا الكولنشيمية وغيرها، البرنشيمية، وخلايا البشرة، وخاصة القريبة من محيط الساق، ربما تحتوي على بلاستيدات خضراء بوفرة وتقوم بعملية البناء الضوئي؛ ويطلق على مثل تلك الأنسجة، الكلورنشيمة. وبعض النباتات، التي تعرف بنباتات السكة (مثل لكازوريتا والسيتيسس Cytisus) لها أوراق مختصرة، وعملية البناء الضوئي تتم بواسطة الساق؛ إن مثل تلك النباتات لها أخاديد عميقة، تحاط بواسطة الكلورنشيمة، التي غالباً ما توجد بها الثغور والشعيرات. وبجانب نسيج الدعامة الكولنشيمية، ربما يوجد نسيج السكرنشيمة (الياف في الغالب) قريباً من محيط الساق، وخاصة في ذوات الفلقة الواحدة.

وخلايا القشرة ربما تحتوي على نشا، أو بلورات، أو مواد أخرى. وفي بعض الأحيان جدع ذاتية Idioblasts، مثل القصيبيات (Trochodendrom) أو الخلايا الراتنجية - الزيتية (الزنجبير Zingiber) ربما تكون موجودة. وحدود القشرة في

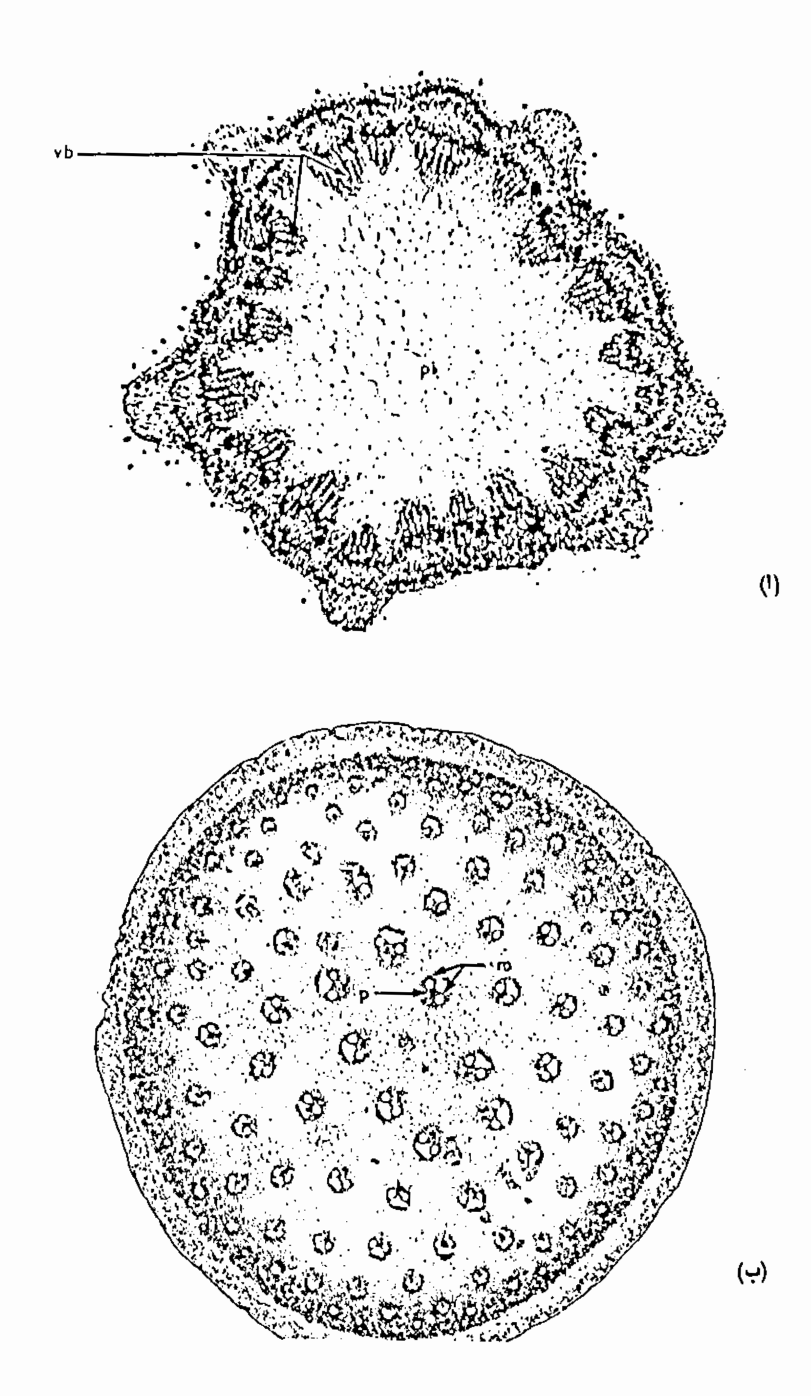
النسيج الوعائي في الغالب أقل وضوحاً من الجذر، حيث إن البشرة في الغالب تفتقرها السوق الهوائية، مثل الفلفل، حيث توجد أشرطة كسبار الواضحة الحدود (شكل 3-14). وفي السوق الفتية لبعض النباتات، مثل الفاصوليا، ربما تحتوي الطبقة الداخلية لخلايا القشرة على كمية وافرة من النشا؛ وبذلك تعرف بالغلاف النشوي Starch sheath. وفي بعض السوق، مثل بعد القصر (أو شحوب اليخضور)، يتمايز الغلاف النشوي إلى بشرة مع أشرطة كسبار [534].



(شكل 3-14) جزء من القطاع العرضي لساق الفلفل، موضحاً أشرطة كسبار في الإندودرمس.

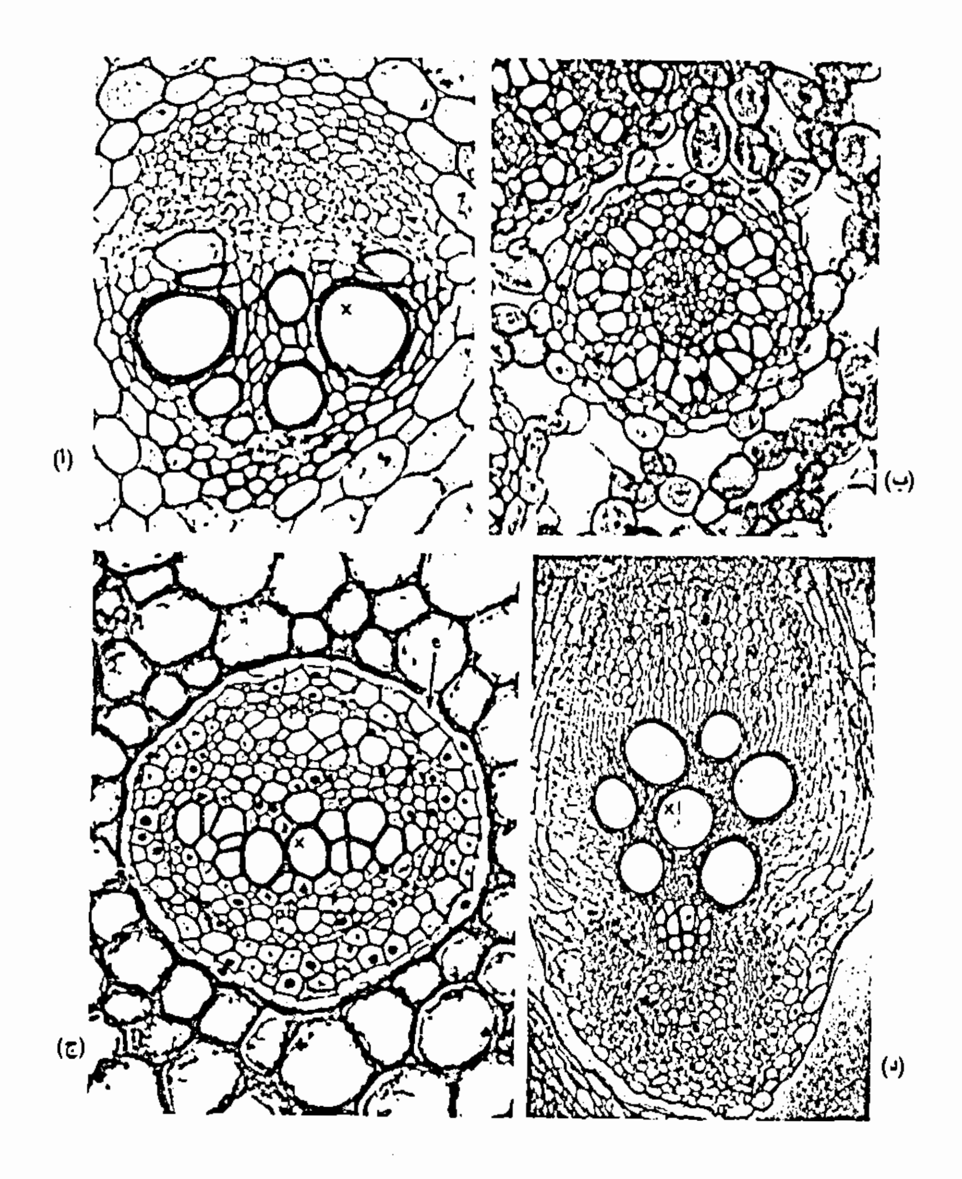
وفي داخل النسيج الوعائي توجد بقية النسيج الأساسي، النخاع أو اللب. والخلايا البرنشيمية تتلجنن أحياناً وتصبح منقرة. وفي نباتات الفلقة الواحدة، في الخصوص، لا يوجد تمييز واضح بين القشرة والنخاع، وتوصف عموماً بالنسيج الأساسي.

والنسيج الوعائي هو مصدر الاختلافات في تركيب الساق. وفي نباتات ذوات الفلقتين نجد أن النسيج الوعائي يكوّن في الغالب أسطوانة بين القشرة والنخاع (شكل 3-15 أ). وتتكون هذه الأسطوانة في الغالب من حزم وعائية منفصلة ربما تظهر الأسطوانة على أنها متصلة تقريباً. على النقيض من الجذر، الذي يتبادل فيه الخشب واللحاء، وفي الساق يقع الخشب واللحاء على نفس القطر، وفي الغالب يكون اللحاء خارجياً بالنسبة للخشب. إن مثل هذا التنظيم يطلق عليه الحزمة الوعائية



(شكل 3-15) القطاعات العرضية للسوق الابتدائية. (أ) البرسيم، ذوات الفلقتين، الحزم الوعائية (vb) موجود في الأسطوانة التي تحيط الخشب المركزي (pi) .50 x. (ب) نبات أحادي الفلقة واحدة semel. العديد من الحزم الوعائية مبعثرة خلال النسيج الأساسي. m، الخشب التالي؛ p، الأولي، 28 x.

الجانبية Collateral (شكل 3-16 أ). وعند النضج غالباً ما يتمايز الكامبيوم الأولي إلى ألياف سميكة - الجدار.



(شكل 3-16) أنواع الحزمة الوعائية. (أ) الحزمة الوعائية للفلفل ذات جانبين. 200 x. (ب) الحزمة الوعائية المزدوجة لنبات Acorus. يحيط الخشب باللحاء. 200 x. (ج) الحزمة الوعائية المزدوجة الغربال لنبات polypodium. اللحاء يحيط بالخشب تحاط الحزمة الوعائية بواسطة الإندودرم. 200 x. (د) حزمة وعائية ذات جانبين لنبات القرع. بالإضافة إلى اللحاء الخارجي العادي. ويوجد لحاء داخلي (iph) 25 x. c، كامبيوم؛ e، إندودرم؛ ph، لحاء؛ x، خشب.

وفي الأنواع النباتية لبعض العائلات، مثل الباذنجانية، والقرعية، والدفليات، يتمايز اللحاء أيضاً على الجانب الداخلي للخشب. وهذا يعرف باللحاء الداخلي، لتمييزه من اللحاء الخارجي الذي يوجد في المكان العادي. والحزمة الوعائية التي لها لحاء داخلي ولحاء خارجي تعرف بالحزمة الوعائية ذات جانبين bicollateral (شكل 3-16 د). والأنواع الأخرى للحزمة الوعائية، المتحدة المركز، والتي فيها نوع واحد من النسيج الوعائي يحيط بالآخر، يحدث أيضاً في بعض الأنواع. وفي الحزم المزدوجة الأوعية amphivasal مثل البلوط acorus cordyuline، نجد أن الخشب يحيط باللحاء (شكل 3-16 ب)؛ وفي الحزم المزدوجة الغربال amphicribral، والتي فيها اللحاء يحيط بالخشب، أمر شائع في السراخس (شكل 3-16 حـ). وبوضوح، نجد أن تنوع التنظيمات المختلفة للخشب واللحاء الابتدائي بالنسبة إلى بعضها مما يجعل من الصعب جداً تصور أية آلية بسيطة وعامة التطبيق في تحكم تمايز الوعاء.

وفي سوق معظم نباتات الفلقة الواحدة يوجد الكثير من الحزم الوعائية الجانبية، وهذه الحزم غير منتظمة في أسطوانة ولكنها توجد مبعثرة خلال النسيج الأساسي (شكل 3-15 ب). والشكل الكثير من الحزم الوعائية لذوات الفلقة الواحدة مثل شكل الخشب الذي يكون على هيئة حرف Y، حيث نجد أن عنصرين وعائيين من الخشب التالي الكبير يكوّنان أدرع الخشب للحرف Y وإن الخشب الأولي هو الساق (شكل 3-15 ب). وغالباً ما يتحلل الخشب الأولي تاركاً قناة أو فجوة الخشب الأولي. وغالباً ما توجد قبعة (أو غطاء) الحزمة من الألياف الاسكلرنشيمية، وهذه الألياف ربما تحيط بالحزمة كذلك. حتى الحزم الوعائية العديدة الموجودة في ساق ذوات الفلقة الواحدة التي من هذا النوع يمكن أن تنسب في الغالب إلى مسارات الورقة، حيث إن الأغلفة النموذجية، للعروق الموازية لأوراق ذوات الفلقة الواحدة كل واحدة منها لها مسارات ورقية.

التركيب الشاذ للسوق الابتدائية

(Anomalous Structure of primary stems)

يوجد الكثير من الاختلافات في تركيب الساق، في كلتا الفلقتين. ويطلق على مثل هذه الاختلافات في الغالب بالاختلاف الشاذ، إلا أن الاصطلاح يمكن أن يكون محل جدال، حيث إن ما يطلق عليه بالتركيب الشاذ يكون عادياً لبعض الأنواع النباتية وهو محل تساؤل. يوجد الكثير من سوق ذوات الفلقة الواحدة، مثل coix، الذي توجد فيه حلقة واحدة من الحزم، كما في نباتات الفلقتين. كما توجد في سوق نباتات الفلقتين حزم مبعثرة تشبه نباتات الفلقة الواحدة، مثل الجهنمية. وفي بعض عائلات

ذوات الفلقتين توجد حلقات من القشرة أو من الحزم النخاعية medullary bundles بالإضافة إلى الأسطوانة العادية من الحزم. والحزم النخاعية في الاضاليا (او الدهلية)، على سبيل المثال، وجد على أنه يمثل حزم مسار الورقة التي تنحني داخلياً ويمر تحت في الساق في نخاع العديد من السلميات. [132] وهذا حقيقي أيضاً لكثير من حزم القشرة. وتوجد حلقة من الحزم النخاعية في ساق الفلفل وبعض أعضاء عائلة الفلفل؛ في macropiper، على الأقل، تتمايز الحزم النخاعية من مرستيم الساق المركزية، وليس لها اتصال مع الأوراق باستثناء المسارات الجانبية للورقة التي تلتحم معها. [24] والأنماط الأخرى المهمة للنسيج الوعائي في سوق ذوات الفلقتين نوقشت بواسطة philipson و Balfour [405].

وربما يتفاوت أيضاً تركيب الساق كثيراً معتمداً على طبيعة النبات. وفي سوق معظم النباتات المائية hydrophytes، على سبيل المثال، نجد أن النسيج الوعائي مختزل كثيراً، وخاصة الخشب،. كما يوجد نظام متطور من المسافات البينية، والنباتات الصحراوية xerophytes، من ناحية أخرى، لها أدمة سميكة (أو غليظة) وثغور غائرة في الغالب، وكثرة في النسيج الاسكلرنشيمي. والاختلافات في تركيب السوق التي تمر بالتغليظ الثانوي ستناقش في الفصل اللاحق.



4

الساق: النمو الثانوي (The Stem: Secondary Growth)

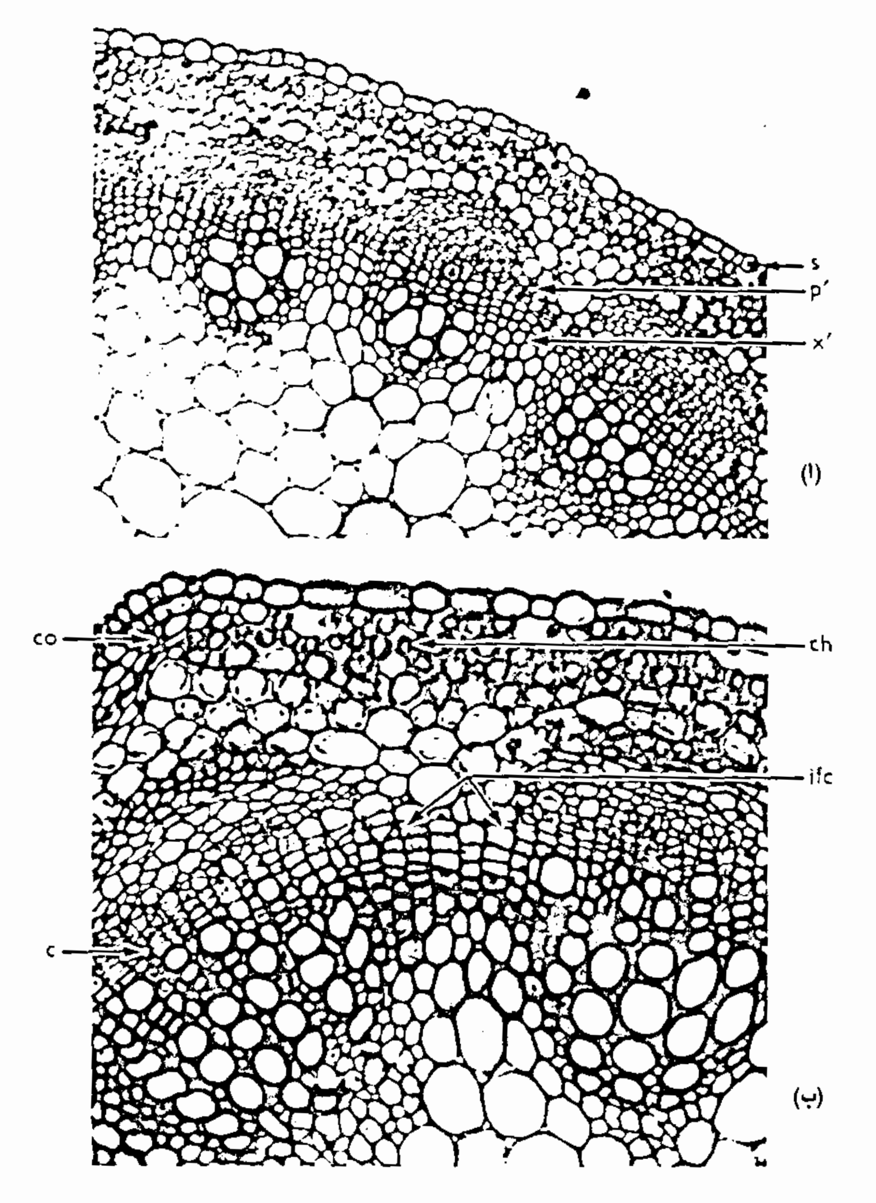
يستمر نمو الغصن ليس فقط بواسطة المرستيم القمي، ولكن في كثير من الأنـواع النباتية يتم أيضاً بواسطة نشاط المرستيمات الجـانبية التي تؤدي إلى زيـادة محيط الساق. والنمو الثانوي يأخذ مجراه في أغلب ذوات الفلقتين وعاريات البذور. ويوجد اثنان من المرستيمات الجانبيـة: الكامبيـوم الوعـائي، الذي يعطي الخشب الثـانوي واللحاء الثانوي، والفلوجين أو الكامبيوم الفليني الذي يكون الفلين والقشرة الثانويـة (أو الفلـودرم). ونتيجة للنمـو الثانـوي يـزداد السـاق كثيـراً في القطـر والأنسجـة الابتدائية الخـارجية، أي البشرة وأحيـاناً القشرة، تنسلـخ بعيداً، ويكـون البريـدرم غطاءً وقائياً.

الكامبيوم الوعائي (Vascular Cambium)

غالباً ما يكون الكـامبيوم الـوعائي أسطـوانة رقيقـة من الخلايـا تحيط بالخشب الابتـدائي. وينشأ الكـامبيوم في الحـزم الوعـائية، الكـامبيـوم الحـزمي، من بقيـة الكامبيوم الأولي بين الخشب التالي واللحاء التالي. والكامبيوم الذي ينشأ في النسيـج البـرنشيمي بين الحـزم يعرف بـالكامبيـوم البينحزمي (شكـل 4-1). وحالـما تتكون، أسطوانة خلايا الكامبيوم، نجـد أن الانقسامـات البريكلينيـة هي السائـدة، مكونـة أسطوانة اللحـاء الثانـوي إلى الداخـل. وكمية الخشب المتكـون في الغالب أكثـر من اللحاء. وذلك نتيجة لإحدى التجارب الحديثة، حيث عرضت نبـاتات أو كـالبثوس إلى CO_2 المرقم مع ^{14}C، الذي يتحد مع الأنسجة الثانوية الحديثـة التكوين، ممـا يشير إلى أن نسبة طبقات الخشب واللحاء الناتجـة بواسطـة الكامبيـوم هي حوالى 4 : 1.

والعوامل البيئية لها تأثير قليل على هذه النسبة [543].

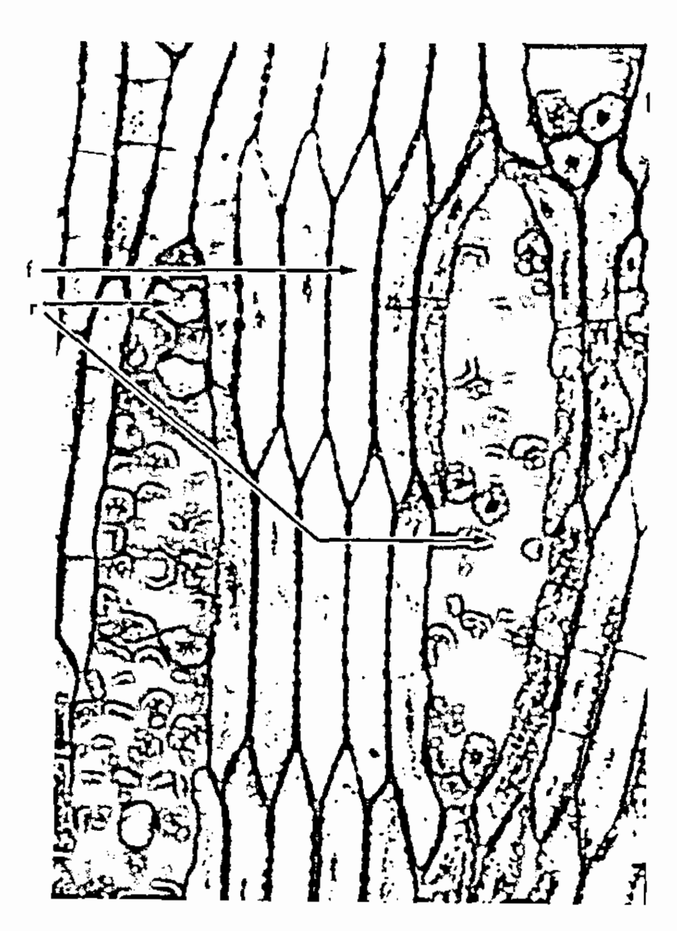
والخلايا الرقيقة ـ الجدر لها كامبيوم حزمي عالي التحوصل ومن هذه الناحية



(شكل 4-1) قطاع عرضي في ساق البرسيم بعد بداية النمو الثانوي. c ـ الكامبيوم ch، كلورنشمية؛ co، كولنشمية على زوايا الساق؛ ifc، الكامبيوم البينحزمي؛ p، اللحاء الثانوي؛ s ـ الثغر؛ الخشب الثانوي. (ا) x 125. (ب) x 200.

تختلف عن غالبية الخلايا المرستيمية الأخرى. وفحص خلايا الكامبيوم بواسطة المجهر الالكتروني يؤكد طبيعة التحوصل العالي. ويوجد الكثير من الريبوسومات والديكيتيوسومات، والشبكة الأندوبلازمية المتطورة [492].

ويتكون الكامبيوم من نوعين من الخلايا، البداءات المغزلية والبداءات الشعاعية. والأخيرة هي في الغالب متساوية الأقطار وتكون النظام القطري للكامبيوم الوعائي، وتتمايز نواتجها كأشعة برنشيمية. وتكون البداءات المغزلية، النظام المحوري للكامبيوم، وهي طويلة جداً في الخط الطولي للساق وهي منشورية الشكل تقريباً (شكل 4-2). وفي بعض الأنواع تترتب البداءات المغزلية في صفوف منتظمة، لها تركيب طباقي، وفي أخرى نجد أن الكامبيوم ليس طباقياً. فإذا كان الكامبيوم طباقياً



(**شكل 4-2**) مماس القطاع الطولي خلال منطقة الكامبيوم لنبات الخرنوب أ، البداءات المغزلية؛ ر، بداءات الأشعة. x 300.

فســوف يعطي الخشب الطباقي أو خشبـاً ذا طوابق storied؛ وإذا لم يكن طبـاقياً، فنجد أن الخشب المتكون غير ذي طوابق.

البداءات المغزلية للكامبيوم لا تخضع للقوانين العـادية لانقسـام الخلية. وتنقسم في العادة عمودياً، في الخط الطولي، وهكذا تنتهك قـانون Errera، عـلى سبيل المثـال، ممـا يؤكد ان الخليـة سوف تنقسم بـالحد الادنى لمسـاحـة الجـدار. وفي البـداءة المغزلية، نجد أن المساحـة الأدنى للجدار سـوف تكون مستـرخية (افقيـاً). وتحدث الانقسامات التي من هذا النوع أحيـاناً، أثنـاء تكوين بـداءات الأشعة الإضـافية، ولكنهـا اقل حـدوثاً من الانقسـامات التي يتجـه جدارهـا عمـوديـاً. إن مثـل هـذه الانقسامات أساساً بـريكلينية، ولكن تحـدث بعض الانقسامـات الاحديـدابية، لكن تحتفظ بالسير مع نمو الساق في المحيط. وفي الانقسامات الطولية يتكون الجـدار أولاً في منطقـة النواة وينمـو ناحيـة أطراف الخليـة، وربما لا يصـل إلا بعد فتـرة بعـد الانقسام الفتيلي.

وبالانقسامات البريكلينية للبداءات المغزلية، تنتج ملفات (أو مجموعات) الخـلايا المتجهة قطرياً. ناحية الداخل بالنسبـة للساق وهـذه الخلايـا تنقسم لتكون النظـام المحوري للخشب الثانوي؛ وتتمايـز ناحيـة الخارج إلى النظـام المحوري للحـاء. وفي بعض الفصـول توجـد منطقة واسعـة قليلاً من الخـلايا غـير المتمايـزة بين الخشب الثانوي واللحاء الثانوي؛ وتكون هذه الخلايـا منطقة الكـامبيوم، ولكن تـوجد طبقـة واحدة من بداءات الكامبيوم الحقيقي. والخـلايا النـاتجة بـواسطة تمـايز بـداءات الأشعة كأشعة وعائية برنشيميـة. والتركيب الـدقيق للبداءات المغـزلية والشعـاعية للكامبيوم متشابهة [492]. والأساس في الفروق في الحجم والشكـل وقدر نـواتجها غـير معروفين.

وفي السوق التي لها حزم ذات جانبين، يتكون الكامبيوم فقط بين الخشب واللحاء الخارجي، وليس بين الخشب واللحاء الداخلي.

وفي النباتات المعمرة نجد أن نشاط الكامبيوم ظاهـرة فصلية ويحـدث أثناء فتـرة النمـو النشط، بدايـة الربيـع. وفي الطقس المعتدل نجـد أن تبادل فتـرات الفصـول النشطة والهامـدة للكامبيـوم ينتج عنـه إنتاج مـا يسمى بحلقات النمـو أو الحلقات السنـوية annual or growth rings للخشب الثـانوي واللحـاء الثانـوي ومن حلقات الخشب يمكن حساب عمر الشجـرة. حيث إن بعض الأنواع النبـاتية للـونغوتـونية sequoiadendron، على سبيل المثال، وجد أن عمـرها يصـل إلى 300 أو 400 سنة، وبداءات الكامبيوم قادرة على تقطيع الفترات ولكن النشاط الكثير غير محدود تقريباً.

والموت الافتراضي لخلايا الكامبيوم موجهة ناحية توضيح العوامل التي تحفز النشاط الفصلي للكامبيوم الوعائي، ولقد سجل حديثاً اكتشاف مهم. وسيناقش فيما بعد، ولكن أعطيت بعض الاعتبارات أولاً للمادة الأساسية للكامبيوم الوعائي، أي الخشب الثانوي، وتركيبه المتفاوت.

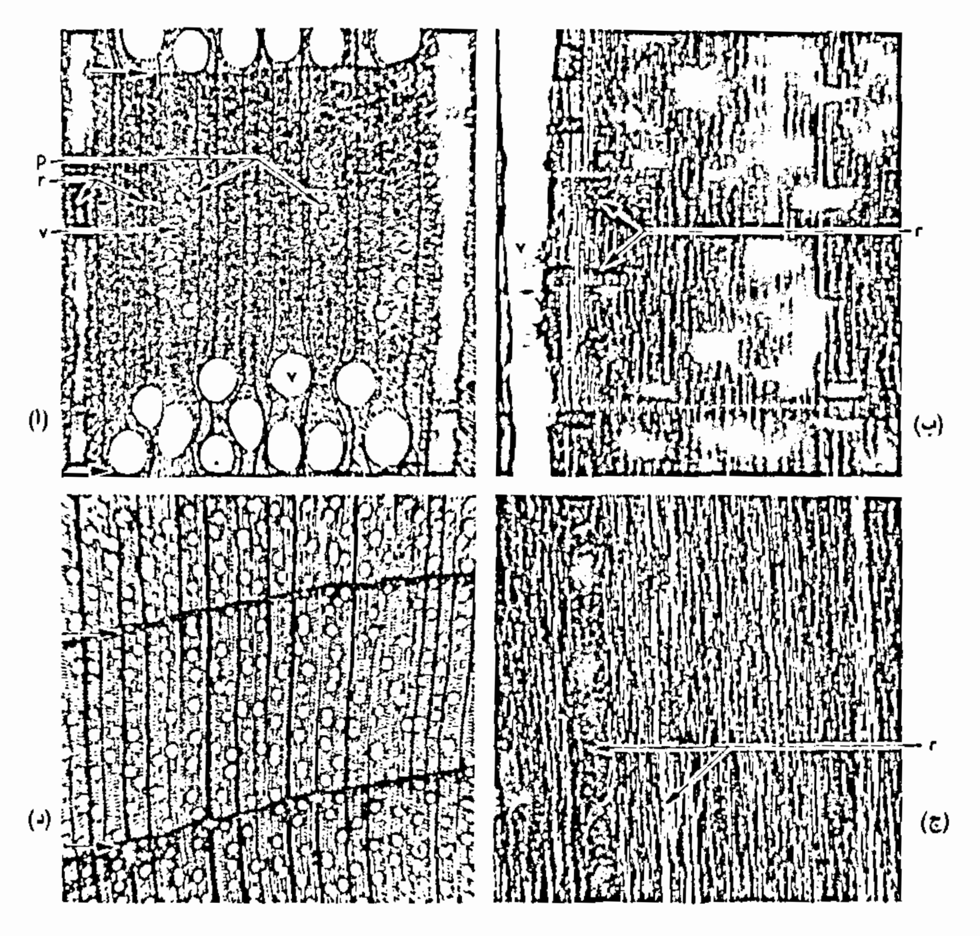
الخشب (Wood)

يتكون الخشب التجاري في الغالب من الخشب الثانوي، وبذلك يكون نتيجة الكامبيوم الوعائي. ويصنف في الغالب كخشب لين أو ناعم Softwoods. مثل خشب عاريات البذور، والمخروطيات أساساً، والخشب الصلب hardwoods، مثل خشب مغطاة البذور، وأساساً ذوات الفلقتين. ويتكون الخشب اللين من قصيبات، والخشب الصلب من أوعية متعددة.

والخشب الثانوي له انظمة نسيجية تمر عمودياً وأفقياً في الشجرة. وتتطلب الدراسة الكافية لأنظمة هذه الأنسجة أخذ ثلاثة قطاعات: قطاع عرضي، يمر أفقياً خلال جذع الشجرة، وقطاع طولي قطري يمر عمودياً عبر قطر الشجرة، وقطاع مماس طولي، يمر عمودياً بزاوية قائمة على القطاع الطولي القطري. وفي النظام الأفقي، بالخصوص الأشعة الوعائية، تظهر مختلفة كثيراً في وجهات النظر الثلاث، على سبيل المثال تلك الموضحة في شكل 4-3. والنظام العمودي يتكون من عناصر قصيبية، ألياف وبرنشيمة الخشب المحوري. وخشب معراة البذور لا توجد فيه أوعية (باستثناء Gnetales) ويتكون الخشب من قصيبيات، ألياف وبرنشيمة، منتظمة التركيب. وتوجد في الغالب قنوات الإفراز الراتنجية. وللدراسة التفصيلية لمعراة البذور، انظر جزء Bell و Woodcock [38] من هذه السلسلة. وفي الخشب الصلب (باستثناء Wenterals الخالية من الأوعية) توجد بالإضافة إلى القصيبيات، الخشب أقل انتظاماً.

وكما سبق شرحه، ففي المناطق المعتدلة نجد أن النشاط الفصلي للكامبيوم الوعائي يؤدي إلى تكوين حلقات النمو، وغالباً ما يسمى بالحلقات السنوية، للخشب الثانوي. وفي بعض أجناس مغطاة البذور، مثل البيتولا، نجد أن الأوعية (بعض الاحيان تسمى مسام، خاصة في التجارة) منتظمة الحجم تقريباً خلال الفصل ويوصف الخشب بالانتشار المسام (شكل 4-3 د)؛ وفي أخرى، مثل، البلوط Quercus والمران، نجد أن الأوعية التي تتكون في الجزء المبكر للفصل واسعة القطر بمقارنتها بالأوعية التي تتكون متأخرة. ولذلك تحدث حلقات واسعة الأوعية وحلقات

ضيقــة الأوعية، ويقــال عن الخشب مســامي الحلقــة ring porous (شكـل 4-3 أ). ويمكن بسـهولة مشاهدة هذه الصور في القطاعات العــرضية. وفي الأنــواع المساميــة الحلقة نجد أن الأوعيــة الكبيرة يطلق عليهــا مصطلحات مختلفــة، المبكر أو الخشب الــربيعي، أما الأوعيــة الصغــيرة القطــر متــأخـرة، الصيفي أو الخشب الخــريفي، والاصطلاحات العامة للخشب المبكر والخشب المتأخر سوف تستعمل هنا.



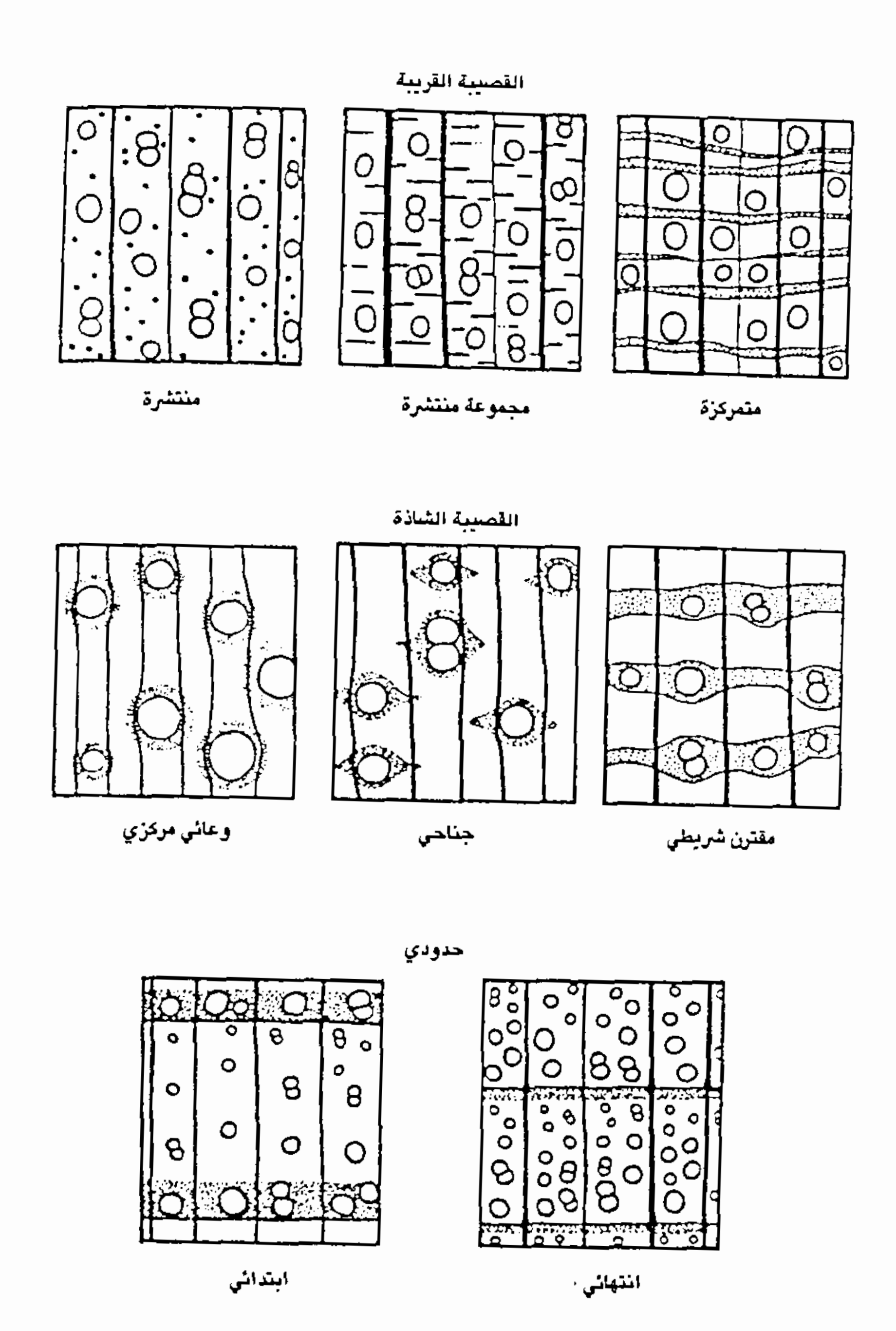
(شكل 4-3) قطاعات الخشب الثانوي. (أ) قطاع عــرضي. وقطاع طــولي يمين وقطــاع طولي يســار على الترتيب لحلقات الخشب المسامي لنبات البلوط. الأوعية (v) تختلف كثيراً في الحجم في الخشب المبكر والأخير. (د) قطاع عرضي لخشب الانتشار المسامي لنبات القيقب (v) منتظمة الحجم كل النمو السنـوي. p، خشب برنشيمة؛ r، أشعة (تختلف كثيراً في الحجم)؛ v، وعاء. من الأشكال. (أ) و (د) الصفوف الأفقية عـلى اليسار تعين النمو الفصلي. كلها x 40.

وعلى الرغم من أن عدد حلقات النمو في الشجرة يعطينا دليلاً تقريبياً لعمر الشجرة، فهو ليس دائماً دقيقاً بسبب حلقات النمو الكاذب التي ربما تتكون في الفصل الواحد نتيجة النمو المفاجىء، أو الجفاف أو الصقيع. وحتى في الأنواع النباتية نفسها فإن متوسط عرض حلقة النمو ربما يتفاوت كثيراً طبقاً لحالة النمو؛ وفي نبات Picca sitchensis تحدث الاختلافات بين 0.1 مليمتر إلى حوالى 100 مرة أو أكثر من هذا العرض [274].

وكمية برنشيمة الخشب في النظام الوعائي مختلفة كثيراً؛ وغالباً ما تحتوي الخلايا على النشا أو بلورات. والخشب يمكن أن يصنف طبقاً لتنظيم البرنشيمة المحورية بالنسبة للأوعية. وتتزامن برنشيمة القصيبة الشاذة paratracheal طوبوغرافياً مع عناصر الوعاء أو القصيبات؛ وبرنشيمة القصيبة القريبة apot- racheal paranchyma لا تتزامن مع عناصر القصيبة. بالإضافة إلى أنه يوجد تنظيم ثالث، تحدث فيه البرنشيمة أساساً عند بداية أو نهاية نمو الحلقة ويعرف بالبرنشيمة الحدودية boundary paranchuma [274]. وبرنشيمة القصيبة القريبة ربما توجد كأشرطة معزولة للبرنشيمة المحورية (تنتشر) أوفي حزم تنتظم تماسيا (القصيبة البعيدة). وبرنشيمة القصيبة الشاذة ربما أيضاً تقسم إلى عدة أنواع: على سبيل المثال، ربما تحيط بعناصر القصيبة (الوعائي المركزي)، وربما يمتد جانبياً كأجنحة (جناحي)، أو ربما تكون على شكل الحزم الواسعة. وبعض هذه التنظيمات موضحة تخطيطياً في شكل 4-4.

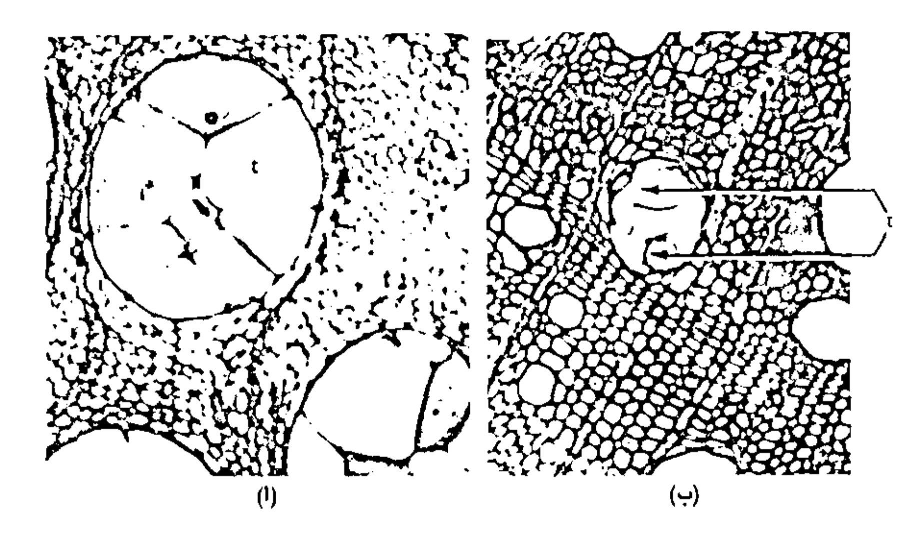
وفي بعض أنواع الخشب يمكن تمييز الخشب الرخو والخشب الصميمي. فالخشب الرخو Sapwood لا يزال نشطاً كخشب خارجي، وفيه الخلايا البرنشيمية لا تزال حية. وأما الخشب الصميمي Heart wood فلا يزال هو الخشب الداخلي، وغالباً ما يكون غير نشط وميت. وكثيراً ما يكون لونه غامقاً بواسطة الصمغ والتأنينات والراتنجات الخ. وعلى الرغم من أن كل خلايا الخشب الصميمي غالباً ما تعتبر ميتة، ففي الخشب الأحمر (Sequoia sempervirens) وجد أن خلايا البرنشيمة الشعاعية ربما تبقى حية لمدة 100 سنة، بعد أن تكوّن جزءاً من الخشب الصميمي [274]. والعناصر القصيبية غير النشطة للخشب الصميمي غالباً ما تصبح مقفولة جزئياً أو كلياً بواسطة التيلوز Tyloses، والنمو نحو الداخل للخلايا البرنشيمية المجاورة خلال النقر إلى تجويف عنصر الوعاء. وتوجد التيلوزات بكثرة في خشب البلوط والمران (شكل 4-5).

ويشتمل النظام الوعائي على الأشعة، وتسمى في بعض الأحيان الأشعة الوعائية،



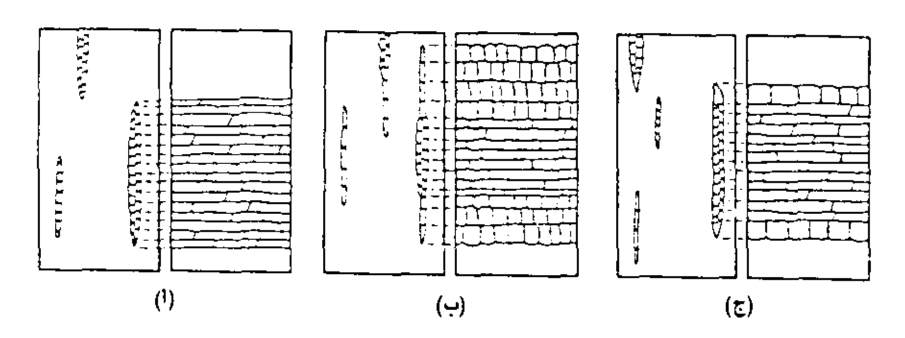
(شكل 4-4) تنظيم البرنشيمة الإبطية في الخشب الثانوي للأخشاب الصلبة، كما ترى في القطاع العرضي. البرنشيمة ممثلة بواسطة مساحات النقط، باستثناء الرسومات الأولى والثانية، فإنها موضحة كبقع معزولة وخطوط طولية على الترتيب.

(From Jane, [274] part of Fig.58, p.115).



(شكل 4-5) التيلوز (t) في خشب (ا) البلوط (ب) الخرنوب كما يرى في القطاع العرضي. (a) x 100؛ (b) x 200.

وتشتق من بداءات الكامبيوم الوعائي. وفي قوالب الخشب المقطوعة افقياً يمكن مشاهدة الأشعة كخطوط دقيقة تشع من مركز الشجرة. وترى بالعين المجردة في القطاع العرضي والطولي القطري والمماس الطولي (شكل 4-6)، وكل هذه القطاعات



(شكل 4-6) انواع الأشعة في الأخشاب الصلبة، كما ترى في القطاع الطولي (يسار) والقطاع الطولي (يمين). (ا) خليط؛ ليست تماماً احادية التسلسل؛ (ب) متباينة، تتكون الأشعة الأحادية التسلسل من خلايا قائمة، الأشعة الأحادية التسلسل وبها ذيول احادية التسلسل ويصل طولها مثل أو أطول من الأشعة العديدة التسلسل. تتكون الذيول الاحادية التسلسل من خلايا قائمة (حافية). (ج) متباينة، الأشعة الأحادية التسلسل نوعان، يتكون بعضها فقط من خلايا منبسطة، والبعض من الخلايا القائمة. الأشعة العديدة التسلسل مربعة وخلايا قائمة.

(From Jane, [274] part of Fig.62, p.122).

مطلـوبة لكي يتم فهم تـركيبها. ومبـدئياً، عـلى الأقـل، تتكـون الأشعـة من خـلايـا برنشيمية حيـة، وتعمل في التخـزين والتهويـة. والأشعة ربمـا يكون عـرضها خليـة واحدة فقط (وحيدة التسلسـل Uniseriate) أو يكون عـرضـها عـدة خلايـا (عديـدة التسلسل multiseriate)، الصورة التي يمكن مشاهدتها في القطاع المماس الطولي. وهذه القطاعات توضح أيضاً ما إذا كانت الأشعة ذات طبقات، تحـدث في الصفوف الأفقية، أو لا تحتوي على طوابق، في ترتيب عشوائي أكثر انتظامـاً (شكل 4-6 حـ). وكما سبق شرحه، هذا نتيجة الكامبيوم ذي الطوابق والذي لا يحتـوي على طـوابق. والأشعـة ربما تتكـون من نوع واحـد فقط من الخلايـا (المتجانسـة أو متجـانسـة الخلايا)، أو أكثر من نوع واحد (متغايرة أو متغايـرة الخلايـا). والخلايـا كثيراً مـا تكـون طـويلـة في الخط القطـري، وبـذلـك أعطيت اسم خـلايـا الأشعـة المنبطحـة Procumbent. والخلايا الشعـاعية الممتـدة عمودياً أقل شيـوعاً وتعـرف بالخـلايا العمودية upright؛ وهي موجودة، وتـوجد هـذه الخلايـا من حواف الأشعـة (شكل 4-6).

وهذه الصور وغيرها من الخشب الثانوي تستعمل في التعرف عـلى الخشب، وهذا مهم في الصناعة وفي حقول الصيدليـة وعلم الجريمـة، والصور المجهـرية الصغـيرة جداً، مثل تركيبات النبـات الأخرى، ربمـا تبرهن عـلى أهمية فهم الجنـاة؛ والخشب أحد المواد التي تتـرك، أو تؤخذ عفـوياً بعيـداً، مشهد الجـريمة [368]. والتعـرف على الخشب يتطلب مستـوى عاليـاً من المهارة في تشريـح النبات. والخشب قيم، لتنـوعه وخاصة في شكلـه، في الصناعـة والاستعمال المنـزلي؛ وللدرجـة العاليـة من تجانس الأخشاب الناعمة كان الخشب أحد الأسباب التي لها قيمة عالية في صناعة الورق.

العوامل التي تؤثر على نشاط الكامبيوم
(Factors affecting activity of the cambium)

تؤثر العوامل البيئية المختلفة على نشاط الكامبيوم؛ والكثير من هـذه العوامـل لها أسس فصلية. على سبيل المثال، في الخرنوب الأسـود ربما يتـأثر نشـاط الكامبيـوم بـواسطة طـول النهار [570]، أو بـواسطة درجـة الحرارة [541] . الطـول يؤثر عـلى نوع الخشب المتكون بواسطة الكامبيوم؛ وفي النهار القصير يتأثـر فقط الخشب المتأخـر، المتمثل في تكوين أوعية قليلة وصغيرة القطر أو بـدونها. وفي النهـار الطويـل، يتكون الخشب المبكر الذي يحتوي على أوعية كثيرة وكبيرة، مهما كانت درجة الحرارة عالية أو منخفضة.

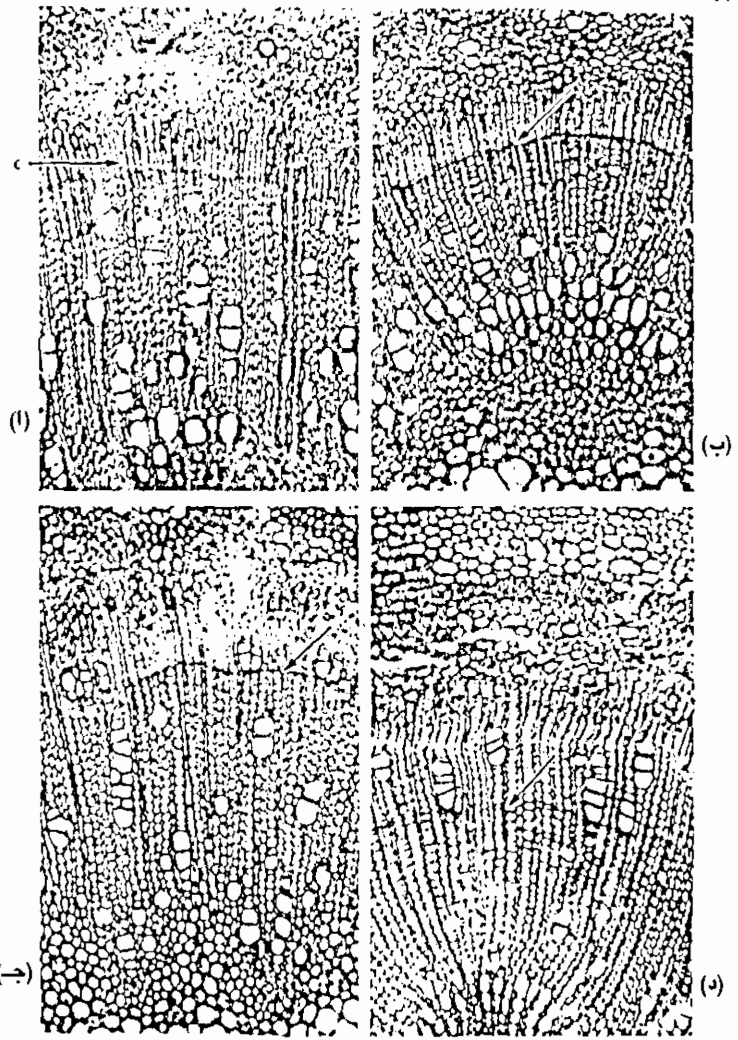
وفي المخروطيات، نجد أن قطر القصيبات الناتجة بواسطة الكامبيوم يتأثر أيضاً بواسطة طول النهار. ولكن يعتقد أن هذه التأثيرات ما هي إلا نتيجة ثانوية لتأثيرات طول النهار على النمو [325]. وفي النهار الطويل استطالة الأوراق الإبرية، بدون شك تتزامن مع إنتاج الأكسين، الذي يحفزها وتتكون القصيبات الواسعة القطر (الخشب المبكر). وفي النهار القصير تتكون القصيبات الضيقة القطر، ولكن إذا أعطيت إضاءة منخفضة الشدة أثناء فترة الظلام تتكون قصيبات واسعة القطر، مما يشير إلى أن استجابة النمو التي تنعكس على قطر القصيبات في الظاهرة الحقيقية للدورة الضوئية [326].

وتوريط الأكسين كوسيط في هذه الظاهرة قد درس بإضافة أ ح خ إلى السطح المقطوع لنباتات الصنوبر المقطوعة الرأس والموجودة تحت ظروف النهار القصير. وفي النباتات المعاملة يتبع تكوين منطقة الخشب المبكر تكوين الخشب المتأخر العادي للنباتات الموضوعة تحت النهار القصير. وعكسياً، فإن النباتات الموضوعة تحت النهار الطويل والمعاملة بمضادات الأكسين حامض ثلاثي - أيودوبنزويك تتكون منطقة من القصيبات الضيقة القطر [326]. وفي الخرنوب الأسود، أيضاً، يتكون بعض الخشب المتأخر حتى في النهار القصير في البادرات المعاملة بحامض ثلاثي - إيودوبنزويك [541]. وتشير دراسات الخرنوب الأخرى [149] إلى أن الخشب المبكر يتكون بمستويات عالية من أ ح خ، والخشب المتأخر بمستويات منخفضة. وهكذا نجد أن هذه النتائج كلها مؤكدة.

ولقد كان معروفاً منذ سنوات أن الأكسين يمكن أن يحفز نشاط الأكسين. وفي 1935 أوضح Snow [483] أن نمو الكامبيوم يحفز في بادرات عبّاد الشمس المقطوعة الرأس بإضافة الأكسين، واستنتج أن الهرمون من المحتمل أن يتكون بواسطة الأوراق النامية الفتية. ومنذ سبعين سنة مضت أوضح Jost [296] أن نمو الكامبيوم يثبط أو يمنع في الغصون المجردة من البراعم.

ويمكن إجراء بعض التجارب الحديثة الهامة بسهولة في المعمل (انظر الملحق ص 309)، والتي أوضحت تفاعل المواد الهرمونية المختلفة في التحكم في نشاط الكامبيوم. إذا كان طول حلقات الخشب لنباتات الفلقتين، على سبيل المثال الحور خالٍ من البراعم قبل حدوث تفتح البرعم في الربيع، وبعجينة اللانولين المضافة إلى سطح القمة المقطوع، نجد أن النشاط الفصلي للكامبيوم لا يسترجع إذا أضيف أندول حامض الخليك في عجينة اللانولين، وتتحفز بعض الانقسامات للكامبيوم وبعض التمايز واللجننة تأخذ مجراه. وإذا أضيف حامض الجبرليك بدلاً من

أ ح خ، فإنه يحفز سرعة انقسام الكامبيوم، ولكن عناصر قليلة تصبح ملجننة. وإذا أضيف الإثنان، فإننا نجد أن انقسام الكامبيوم يحفز ويحدث كذلك التمايز العادي النسبي للخشب الثانوي وعناصر اللحاء. [566, 568] وهذه الاكتشافات موضحة في شكل 4-7.

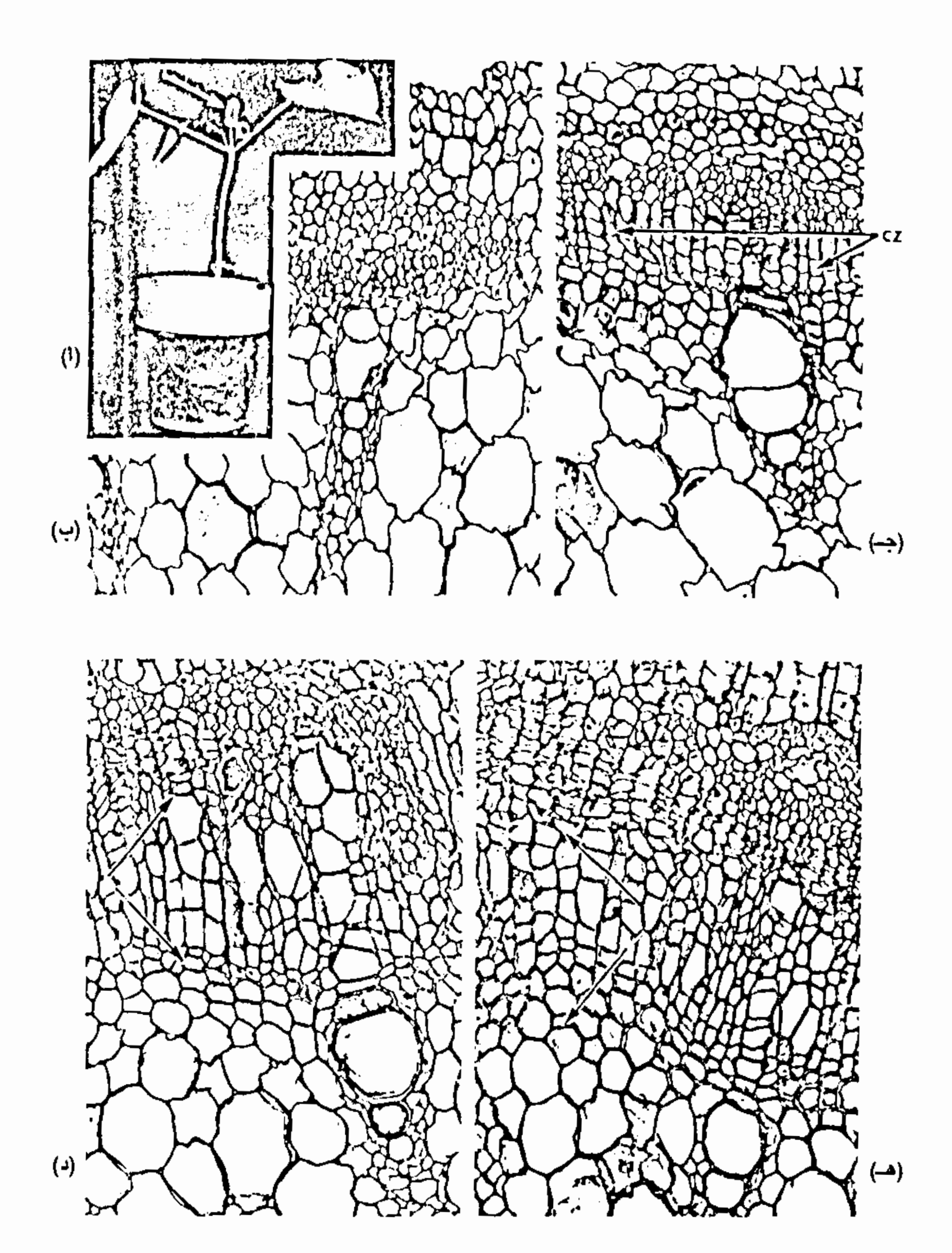


(شكل 4-7) تأثيرات إضافة المواد المختلفة للغصون الخالية من البراعم لنبات القيقب (انظر الملحق، ص 293). (أ) الكنترول، لانولين فقط؛ منطقة الكامبيا (c) واضح ولكن القليل من الأنسجة قد تكونت. (ب) المعاملة بالجبرلين؛ واسعة قليلا، منطقة الكامبيا الموجودة غير ملجننة. (ج) أ ح خ؛ حدوث بعض اللجننة لعناصر الخشب الثانوي (د) ج $أ_3$ و أ ح ح معاً؛ تمايز منطقة واسعة للخشب الثانوي؛ من (ب) - (د) تشير الأسهم إلى بداية النمو الجديد. (ب) - (د) من Waring و Digby [568] شكل 1، ص 325.

والاختلافات في هذه التجربة، والتي فيها المادة أسهل للقطع باليد، يمكن إجراؤها في الفاصوليا (انظر الملحق ص 309). ومواد النمو تضاف إلى السلمية المناسبة للنبات المقطوع الرأس (شكل 4-8 أ)، عند تركيز 10 مليجرام في الأجار، في كبسولات الشعاع البلاستيكية (هذه الكبسولات تستعمل في طمر المادة للمجهر الالكتروني). والسلميات المنتقاة للمعاملة يجب الا يكون لها نشاط كامبيوم في بداية التجربة. ونتائج التجربة تتشابه أساساً مع نتائج التجارب التي أجريت على سوق الخشب، اي أن إضافة أ ح خ و ح $أ_3$ ينتج عنه نسبياً تكوين عادي للانسجة الثانوية (شكل 4-8). وفي هذه التجارب تحفز منطقة الكامبيوم لتتكون وتصبح نشطة، بدلاً من أن يعاد نشاطها بعد فترة السكون، كما في عقل الخشب.

ولقد أكدت التجارب الأخرى، باستعمال الفلقتين وعاريات البذور، أن تأثير أندول حامض الخليك محفز على الكامبيوم [22]. وتقترح هذه النتائج أن البراعم النشطة النمو للغصن المتصل من المحتمل أن تنتج تركيزات مناسبة من أ ح خ و ح $أ_3$. وبعض التجارب الحديثة تعطينا أدلة إضافية ذات طبيعة هامة.

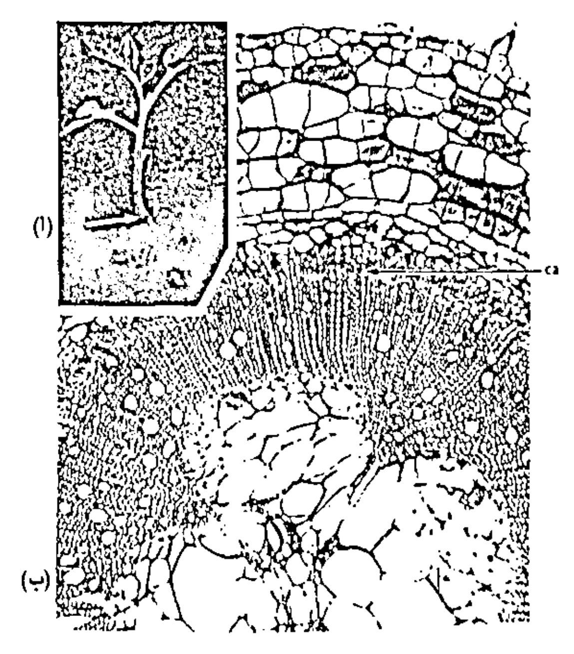
أغصان الخشب الخالية من البراعم للحور والعنب تعامل، كما سبق، بالجبرلين وأ ح خ في عجينة اللانولين، ولكن الكميات النسبية لهذه المواد متفاوتة. وقد وجد أن مصير نواتج الكامبيوم يمكن التحكم فيه، على الأقل إلى حد ما، بتفاوت النسب. والانتاج الأمثل للخشب هو الذي يحدث بالتركيز العالي لأندول حامض الخليك والتركيز المنخفض لحامض الجبرليك، بينما نجد أن تكوين وتمايز اللحاء يحفز بالتركيز المنخفض لإندول حامض الخليك والتركيز العالي لحامض الجبرليك [143]. والتوازن بين مواد النمو المختلفة ربما يؤثر على المركز المحدد للتكوين والتمايز المتلاحق لمشتقات الكامبيوم. لقد دعمت هذه الاكتشافات بالدراسات التي أجريت على كل من سوق البتيولا وشجرة السماء Ailanthus فمستويات الأكسين انخفضت في النهار القصير، وفي شجرة السماء وليس في البتيولا، نجد أن مستويات الجبرلين تبقى ثابتة ويستمر تكوين اللحاء الثانوي بوضوح بعد توقف إنتاج الخشب الثانوي. وأجريت استخلاصات مختلفة المستويات لمنطقة الكامبيوم في الأنواع النباتية ذات المسام الحلقية والمسام المنتشرة في الشجرة، كما عملت كروماتوغرام واختبرت إحيائياً [144]. وفي الشجرة المسامية الانتشار، نلاحظ عدم وجود مثيرات النمو في منطقة الكامبيوم قبل انتفاخ البراعم؛ وفي هذا الوقت، عندما يسترجع نشاط الكامبيوم، نجد أن منحدر الأكسين موجود من المستويات العالية في الشجرة إلى المستويات المنخفضة؛ وفي ما بعد فإن الأكسين موجود في كل المستويات ويحدث أيضاً نشاط الكامبيوم خلال كل الشجرة. وفي الأنواع المسام الحلقية نلاحظ وجود



(شكل 4-8) تاثيرات اضافة الهرمونات المختلفة في الآجار إلى النباتات المقطوعة الراس لنبات الفاصوليا (انظر الملحق، ص 309). (أ) النبات المعامل، $x\ \frac{3}{16}$ C. (ب) - (د) قطاع عرضي للسلميات المعاملة 7 أيام بعد المعاملة. (ب) الكنترول، اجار فقط. تـوجد الأنسجـة الوعـائية الابتـدائية فقط؛ الحـزمة الـوعائيـة موضحـة. (ج) ح أ، حفز نشاط الكامبيا، ولكن يـوجد تمـايزاً قليـلاً لنواتجـه (c2). (د) أ ح خ. تتمايـز كمية هـائلة من الخشب الثـانوي (المعلم بـالأسهم). (هـ) ح أ و أ ح خ تمـايـزت كميـة هـائلـة من الخشب الثـانـوي (المعلم بالأسهم)، وتوجد ايضاً مشتقات الكامبيا على جانب اللحاء للكامبيوم. (ب) - (هـ) .x 150.

مثيرات النمو (من المحتمل نذائر الاكسين) قبل انتفاخ البرعم. هذا النذير من المحتمل أن يتحول إلى اكسين على كل المستويات، ويسترجع نشاط الكامبيوم أيضاً في وقت واحد على كل المستويات. ويمكن إظهار علاقة دقيقة إلى حد ما بين نشاط الكامبيوم ووجود الأكسين الداخلي.

ومن هذه الناحية، فإن بعض التجارب التي استعملت فيها الطفرة المخفضة، تكون هيئة متجانسة رمحية للطماطم، وتعتبر مهمة. والطفرة المختصرة تنمو كأسطوانة خضراء يصل طولها إلى حوالى 2 أو 3 بوصات، ولا تنتج أوراقاً. ويصبح غصن المرستيم القمي برنشيمياً عند الطور المبكر من النمو. ويتطور الساق أو السويقة تحت الفلقية، من هذه الطفرة إلى نظام وعائي ابتدائي، يحدث فيها تكاثر هائل [78]، ولكن لا تمتلك أي كامبيوم أو نمو ثانوي. إذا طعمت، قمة غصن، طماطم ورقي عادي، على سويقة تحت فلقية مقطوعة الرأس للطماطم المختصر، ويحفز الكامبيوم الوعائي على التكوين في الطفرة وهذا يكون نسيجاً ثانوياً وفيراً (شكل 9-4) [79]. وهكذا يجب أن تمتلك الطفرة الجينات الضرورية لتكوين نشاط الكامبيوم



(شكل 9-4) (أ) تطعيم الطماطم العادي على الطماطم المختزل 18 يوما بعد التطعيم. الطعم الموحد موضح بالسهم. x 1. (ب) قطاع عرضي للسويقة تحت الفلقية لطفرة الطماطم المختزل الذي يعمل كجذع لقمة غصن الطماطم العادي لمدة 12 اسبوعا. الكامبيوم الوعائي (ca) وكمية هائلة من النسيج الوعائي الثانوي حفزت على النمو. x 50.

(From Caruso and Cutter, [79] Figs.10 and 15, pp.425 and 427).

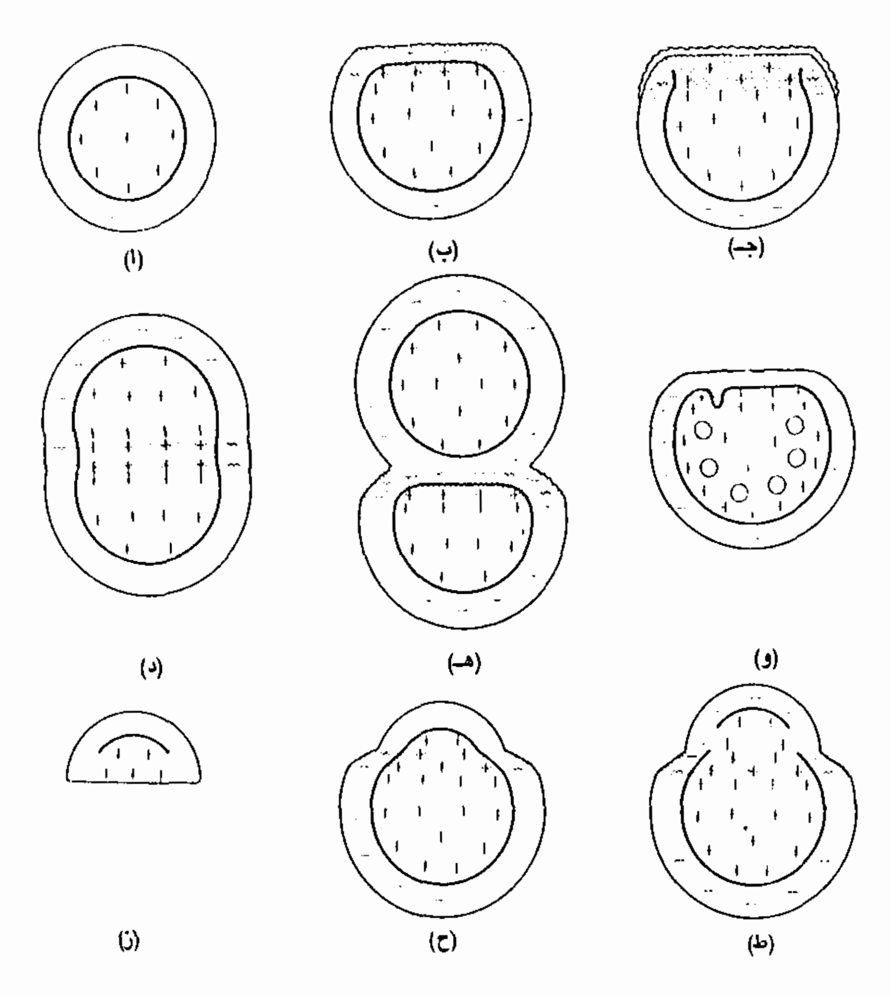
الوعائي، ولكن لا يمكن التعبير عن هذا في النمو أو التطور العـادي. ومن المحتمل أن التكوين والنمو النشط للكامبيوم يحفزان بواسطة الهرمونات الناتجة بواسطة عُسلج الطماطم العادي.

ومن المحتمـل أن السيتوكينينـات، تعمل في الغـالب على تحفيـز انقسام الخليـة، وربمـا أيضاً تؤثـر على نشـاط الكامبيـوم. وفي المزارع المعلقـة للخليـة المشتقـة من كامبيوم القيقب، والكينتين يزيـد من عدد الخـلايا. ويحـدث المعدل العـالي لانقسام الخلية في وجود أ ح خ وح أ والكينتين معاً [145]. وفي القطـع المعزولـة لسوق البـازلاء المقصورة، أيضاً، نجد أن الكينتين يحفز كثيراً نشـاط الكامبيـوم والكثير من خشب ثانوي عادي [488].

إن بعض نتـائج التجـارب على تجـديد الكـامبيوم تـرسخ أيضـاً بعض الحالات الضرورية للتكوين والنمو النشط لهذا النسيـج. وفي الكثير من السـوق المجروحـة أو المشقوقة، سـوف يتجدد الكـامبيوم من بـرنشيمة الأنسجـة الأساسيـة وتتم الحلقة المتصلة (ليس ضروريا أن تكون حلقية) للكامبيوم الوعائي (شكل 4-10 ب).

النظريات التي وضعت لشرح هـذه الحالات أكـدت أهمية (1) تكـوين الكامبيـوم موازٍ للسطح الحر وتحته، و (2) إزعاج حلقة الكامبيوم الأصلية (الاسطوانـة)، يميل الكامبيوم المتجـدد إلى تكوين حلقـة مقفولـة. ولقد تم الحصـول على نتـائج حـديثة يصعب شرحهـا بالنسبـة إلى هذه النظـرية أو إلى افتـراض تحفيـز المنحـدر الـذي اقتـرح [572]. ويعتقد أن بعض العـوامل، ذات الطبيعـة غير المعـروفة، يميـل لينهض عمـودياً للسطـح المعرض للسـوق المجروحـة. وفي شكل 4-10 العـلامة – تشـير إلى مستـوى العامـل القريب من السطـح المعـرض، + والمستـوى بعيـداً عن السطـح؛ والكامبيوم سوف يتكون عند نقطة على المنحدر الواقع بـين – و +، حيث إن العامـل يكـون عـلى مستـوى منـاسب، وفي تلـك النقطـة فقط. واتجـاه المنحـدر، عـلى هـذا الافتراض، يحدد اتجاه مشتقات الكامبيوم، ويتكـون اللحاء الثـانوي إلى الجـانب – والخشب إلى الجـانب + للكامبيـوم. وحالمـا يتمايـز الكامبيـوم والأنسجة الـوعائيـة الثانويـة، ومن المسلم به أن ذلـك المستوى للعـامل مثبت في خـلاياه وهـذا يميل إلى تحفير مشابه للمستويات في الأنسجة المجاورة. والأهمية المحتملة للمنحدرات الأفقية القابلة للمقارنة في تمايز الكامبيوم الأولى نوقشت في الفصل السابق.

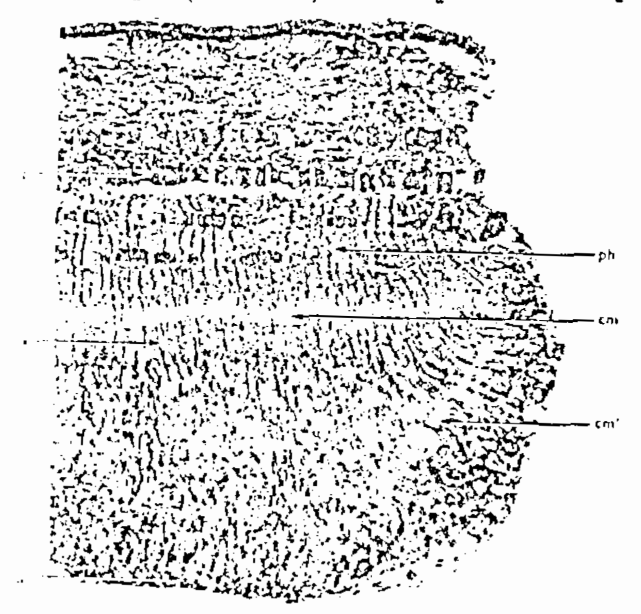
ومن المحتمل تقديم نتائج التجارب المختلفة التي قطعت فيها السوق وطعمت معـاً (شكل 4-10 د وهـ) بالنسبـة إلى افتراض منحـدر الحث. حيث ساعـدت في تفسير التكوينْ العرضي للكامبيوم الـداخلي في السـوق المجروحـة بلحاء داخـلي، على سبيـل



(شكل 4-10) تجارب على إعادة تنظيم الكامبيوم، فسرت بالنسبة إلى افتراض حث المنحدرات. انظر الكتاب. تحيل خلايا الكامبيا إلى تكوين عند المستوى المتوسط بين – و +. النسيج المتجدد رسم بالتنقيط.
(أ) نمط المنحدر الافتراض في الساق قبل العملية. (ب) تأثير قطع حوالى ثلث الساق؛ يتكون منحدراً جديداً – إلى + يحفز تحت سطح القطع، ويتجدد الكامبيوم لتكتمل حلقة الكامبيا المبعثرة. (ج) إذا غطى نفس الجرح بالفازلين، يمنع التأثير السطحي، و – المستوي المنحدر غير موجود ويفشل تحديد الكامبيا إلى أي حد. (د) تأثير شطر الساق وحزم النصفين معاً؛ التأثير السطحي غير موجود في منطقة النسيج المتجدد. والعديد من الكامبيوم يتجدد لاكتمال الحلقة. (هـ) تأثير تطعيم الساق المقطوع وآخر كشط او قطع سطحياً وبذلك لم يتبعثر الكامبيوم؛ وكنتيجة لمستويات – و + العوامل تصبح متصلة ويتجدد الكامبيوم بينها، وبذلك تكتمل حلقة الكامبيا في الساق المقطوعة. (و) نمط المنحدرات في ساق العائلة الباذنجانية الذي تجدد بعد الجرح: دوائر صغيرة تشير إلى اللحاء الداخلي، (q) نمط الظهر بطني للمنحدر الافتراضي في العنق قبل العملية. (٨) قطع العنق / ساق يصل التطعيم بعد تجديد لاكتمال حلقة الكامبيا. (ط) العنق المكشوط / الساق يصل التطعيم بعد التجديد؛ يفشل الكامبيوم في التجديد خلال النسيج الأساسي للعنق، ولا تتكون الحلقة المتصلة.

(From Warren Wilson, J. and P.M. [572], Figs 4c, e, p-70; Warren Wilson p.M. and J., Fig.6a, p.113; and Warren Wilson P.M. and J., [574] Fig 6a- F., p.13).

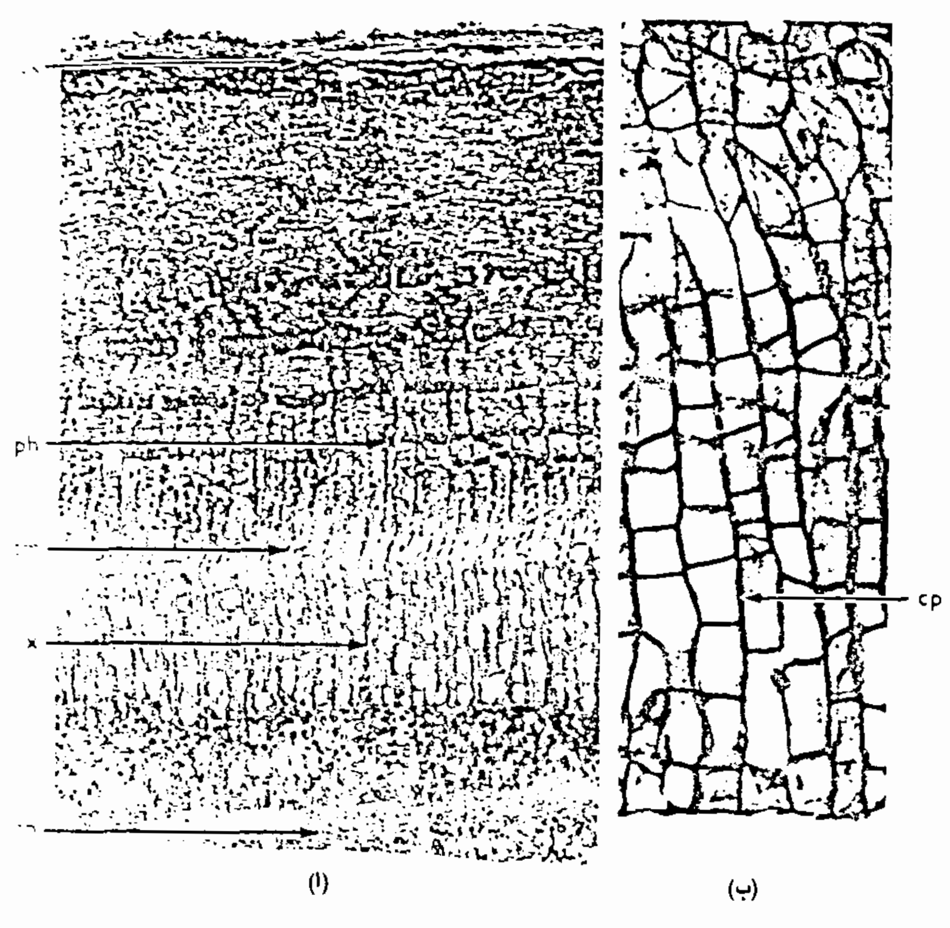
المثال، العائلة الباذنجانية والجرسية (شكل 4-10 و) [573]. والسوق التي يتكون فيها الكامبيوم في النمو العادي توصف فيما بعد في هذا الفصل. وفي التجارب اللاحقة والتي طعمت فيها الأعناق إلى السوق تشير إلى أن العنق يتصرف مثل نصف الساق بالنسبة لاحتمال المنحدرات (شكل 4-10 ز ـ ط). وخلايا النسيج الأساسي للعنق غير قادرة على تكوين بداءات الكامبيوم أثناء التجديد [574]. وأثناء النمو العادي للساق الكامبيوم الوعائي عبارة عن نسيج داخلي وربما يتوقف ويتعرض إلى ضغط من الأنسجة المجاورة. والأهمية الواضحة لهذا الضغط في التحكم في الوظيفة العادية للكامبيوم قد درست بواسطة بعض التجارب الهامة التي أجريت على عاريات البذور، الصنوبر، ومغطاة البذور، الحور. وانطلقت أشرطة الخشب من الشجرة بواسطة القطع، ولكن تركت متصلة عند نهاية القمة؛ وأغلقت بواسطة البولتين لتقليل الجفاف. ولقد تكونت دثارة من كالاس غير متميز على الجانب الداخلي للأشرطة الحرة للنسيج، والخلايا الشعاعية تصبح الأولى في التوالد. وفيما بعد ينتظم الكالاس جزئياً في صفوف قطرية من الخلايا. كما في تجارب شق السوق التي سبق شرحها، حيث يتكون كامبيوم جديد تدريجياً، مكملاً لحلقة الكامبيوم التي تعطي الخشب الثانوي واللحاء الثانوي العاديين (شكل 4-11). وفي أشرطة مشابهة للقلف



(شكل 4-11) قطاع عرضي لشريط قلف الحور 21 يوما بعد معاملة الشريط من الشجرة. تكونت وسادة الكالاس وتمايز كامبيوم جديد (cm) قرب سطح المماس. cm، الكامبيوم الاصلي: cm، كامبيوم حديث التمايز؛ pf الياف اللحاء؛ p9، الكامبيوم الفليني؛ ph، اللحاء؛ x، الخشب x 27.

(From Brown and Sax, [88] Fig.8, p.686).

التي تعرضت للضغط بربطهم إلى الشجـرة بحزم التطعيم أو بطـريقة أخـرى، يقوم الكامبيوم بوظائفه العادية في الغالب من البداية ولا تتكـون وسادة الكـالاس [66]. وفي المزرعة المعقمة، نجد أن الكامبيوم من النباتات التي تتوالد عادياً لتكون كالاسـاً غير منتظم يمكن أن يمنـع من التـوالـد بـوضعــه تحت الضغط [65]. ويتضـح أن ضغط الأنسجة المجاورة يعتبر عاملاً يستخدم في الوظائف العادية للكامبيوم الوعائي (شكل 4-12).



(شكل 4-12) قطاع عرضي لشريط قلف الحور المنطلق من الضغط لمدة 14 يومـاً، ومن ثم ارتبطت تحت الضغط لمدة 30 يوماً أخر. الخلايا في وسادة الكالاس (cp) توجيهها توجيهاً أكثر انتظاماً وتكونت كمية هائلة من الخشب الثـانوي. ck، الفلـين، cm، كامبيـوم، ph، لحـاء؛ x، خشب قـارن شكـل 4-11، (أ) x, 23x (ب) 185 x.

(From Brown, [66] parts of Figs. 17 and 18, p.690).

تفاعل الخشب (Reaction wood)

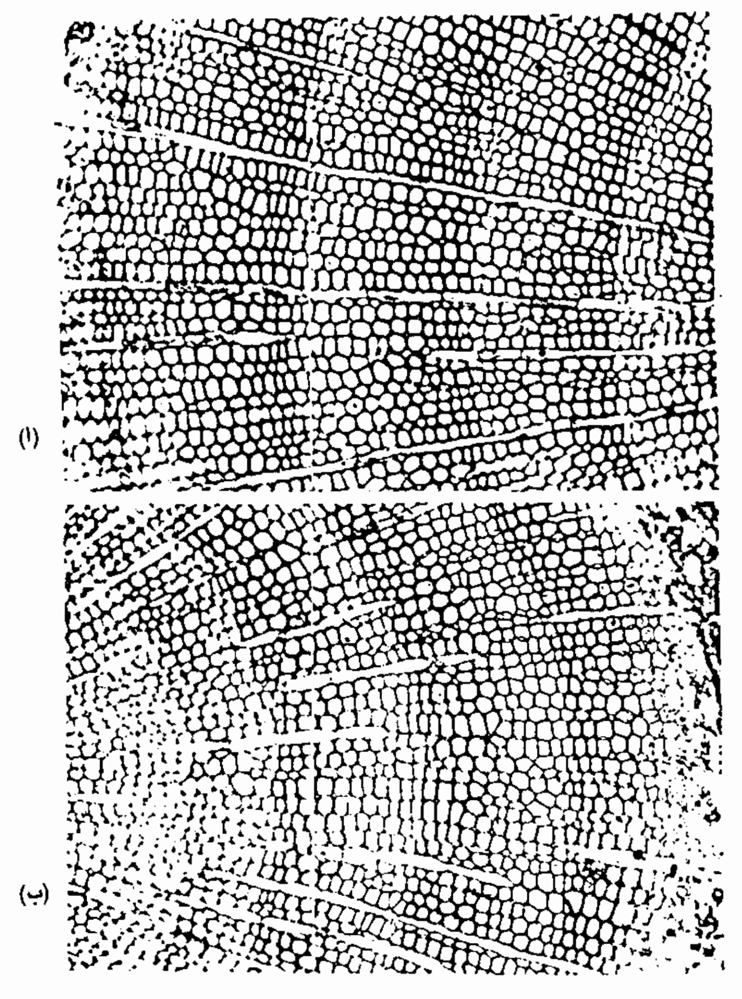
يختلف الخشب نوعاً ما في التركيب عن العادي ويتكون في بعض الأحيان على الجوانب السفلية لفروع عاريات البذور (الخشب المضغوط Compression wood) والجانب العلوي للفروع في مغطاة البذور (خشب الشد Tension wood). والخشب المضغوط وخشب الشد كلاهما يشملهما اصطلاح خشب التفاعل. كل هذه الاصطلاحات قد تكونت بسبب الاعتقاد أن الخشب يتكون كتفاعل إلى قوى الضغط أو الشد الناتج عن موضع الفرع بالنسبة إلى الجاذبية. ولقد أوضحت التجارب المتعددة الأدوار التي تلعبها الجاذبية وبواسطة الأكسين في تكوين هذه الاستجابات، وساهمت في توسيع فهمنا لوظائف الكامبيوم الوعائي.

إن الفروع التي تمتلك خشب التفاعل لها خشب ثانوي مركزي ولحاء، مما يشير إلى وجوب استخدام الفرق الحقيقي في نشاط الكامبيوم في المناطق المختلفة للساق. ففي بعض الصور التي هي نموذج لخشب التفاعل، وفي المخروطيات نجد أن قصيبات الخشب المضغوط دائرية بدلاً من القصيبات التي تتكون من زوايا في القطاع العرضي، وتوجد مسافات بينخلوية بينها. ولها محتوى منخفض من السيليولوز وكمية عالية من اللجنين [113]. وفي مغطاة البذور يتميز خشب الشد بوجود الألياف الجيلاتينية gelatinous fibers. وتوجد في هذا الخشب طبقة جيلاتينية سميكة في الجدار، وفي الغالب قد لا تتلجنن أو تتلجنن قليلاً [113]. وربما يوجد أيضاً انخفاض في عدد وحجم الأوعية. وزيادة على ذلك، نجد أن اللحاء في السوق المائلة والفروع ربما تظهر بعض الصور الشاذة وأن لحاء التفاعل ربما تمتلك أليافا أقل لجننة ولكن لها جدار أسمك من العادي [562].

ويتضح من هذه المشاهدات أن الفروع أو الأشجار التي تقع بزاوية على الكامبيوم العمودي تقوم بوظائف غير منتظمة - أكثر نشاطاً على الجانب العلوي في مغطاة البذور، وأكثر نشاطاً على الجانب السفلي في عاريات البذور - ونواتجه على الجوانب المقابلة للساق أيضاً تمر بتمايز مختلف إلى حد ما. وتشير التجارب العديدة إلى أن محفز الجاذبية بالطبع عامل هام في إظهار هذه الاستجابات. على سبيل المثال، نجد أن خشب التفاعل لا يتكون في النباتات الموضوعة على الكينوستات. ويتضح أن مركز الاستجابة لتحفيز الجاذبية هو قمة الغصن [563].

وفي تجارب السوق المرنة للصفصاف، وجد أنه إذا انحنت السوق بزاوية 360 درجة، يتكون طوقاً كاملاً، وتبقى في هذا المكان لفترة تصل إلى (11) اسبوعاً، وتظهر الأغصان نمواً قطرياً أكبر على الجانب العلوي السفلي لقطع الطوق، وتتكون الألياف

الجيلاتينية النموذجية لخشب التفاعل استجابة إلى الجاذبية، وليس نتيجة إلى قسوة الشد أو الضغط، حيث إن هذا يختلف في المركزين، وحيث ينتج خشب التفاعل. وفي بعض التجارب المبدعة على المخروطيات، التي أميلت فيها السوق في الاتجاهات المضادة على فترات متفاوتة من الزمن، نجد أن كمية خشب التفاعل المتكون في وقت معروف يمكن حسابه من قطاعات السوق (شكل 4-13). ولقد وجد أن تحت هذه



(شكل 4-13) قطاع عرضي، (ا) و (ب) في القطر المقابل للسويقة تحت الفلقية لبادرات اللاركس 60 درجة إلى اليمين واليسار العمودي عند 4 ايام متتالية. يظهر خشب التفاعل كأقواس كثيفة الصبغة، نسيج كثيف اللجننة.

(From Kennedy and Farrar 423 capyright (c) 1965 Syracuse University Press. Reprinted from the permission of the publisher).

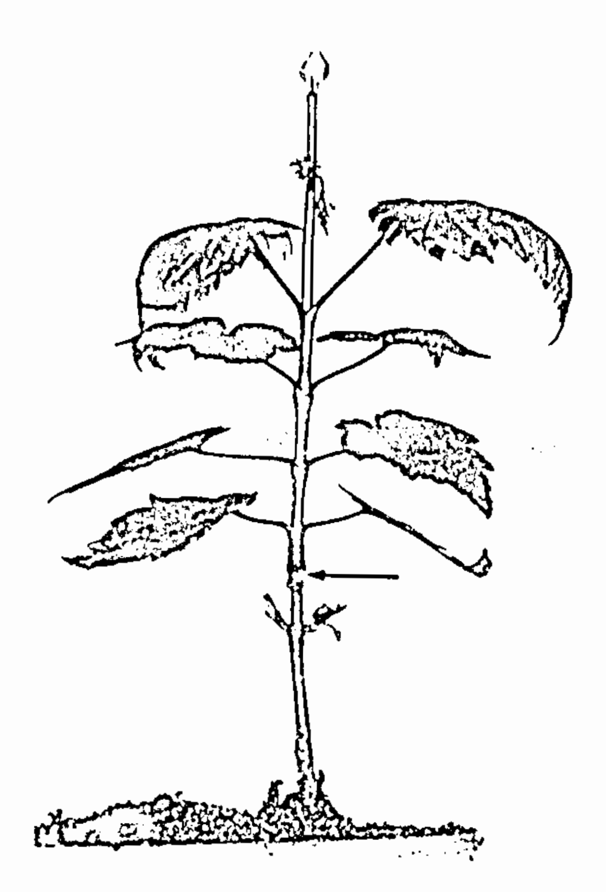
الظروف تعطي بداءة الكامبيوم حوالى خلية واحدة في اليوم. ويتم التعرف على خشب التفاعل بواسطة اللجننة المفرطة في القصيبات، ولتمييز هذا يتطلب الأمر فترة يومين على الأقل [309]

وفي التجارب المختلفة التي تورط الأكسين كعامل في التحكم في تكوين خشب التفاعل، يظهر أن تورط الجاذبية ربما يعمل بالتأثير على توزيع الأكسين في الساق. وسندرس تجارب عاريات البذور أولاً. ولقد أوضح Nečesary [374] أنه إذا أضيف أح خ في عجينة اللانولين إلى السوق العمودية لمعراة البذور يتكون خشب التفاعل. وتشير الدراسات [564] اللاحقة إلى انه إذا أضيف أح خ وح أ$_3$ إلى البادرات المقطوعة الرأس، تكون اكثر تاثيراً. ويتكون الخشب المضغوط على نحو متناسق حول الساق. الإضافة الأحادية الجانب لهذه الهرمونات، أو نفتالين حامض الخليك في عجينة اللانولين، قادت إلى النمو اللامتناسق للخشب المضغوط، وكذلك بعض الإنحناء للسوق. وهذه الاكتشافات تضمن أن خشب التفاعل في عاريات البذور يكون استجابة للتركيزات العالية للأكسين أو هرمونات مشابهة، وبالطبع وجد Nečesary [374] أن عصارة الكامبيوم من الجانب السفلي للسوق المنحنية لمعراة البذور، المركز العادي لتكوين خشب التفاعل، الذي يحتفظ بكمية أعلى من محفزات النمو بمقارنتها بالجانب العلوي.

وهذا أيضاً حقيقي بالنسبة إلى مغطاة البذور التي حلّلت، مما يشير في هذه المجموعة من النباتات إلى أن خشب التفاعل قد تكون في المنطقة التي ينخفض فيها تركيز محفزات النمو ومن المحتمل أن تسود بها مثبطات النمو، أي، الجانب العلوي للسوق المنحنية. ولقد تبين حديثاً أن كمية الأكسين (وفي هذه الحالة أيضاً مثبطات النمو) موجودة على الجانب السفلي [328]. والتجارب المختلفة التي تشتمل على إضافة الأكسينات أو مضادات الأكسينات إلى مغطاة البذور تؤيد الاستنتاج العام بأن خشب التفاعل في مغطاة البذور بتكون في المناطق التي يكون فيها تركيز الأكسين منخفضاً. وإضافة أ ح خ في عجينة اللانولين إلى الجانب العلوي للسوق المنحنية لمغطاة البذور تؤدي إلى خفض تكوين خشب التفاعل [374]. كما أن إضافة الأكسينات المختلفة إلى الجانب العلوي للسوق الأفقية للدردار [365] والقيقب [116] تثبط تكوين خشب الشد. ومعاملة السوق القائمة للقيقب بالأكسين، تقود إلى تكوين حلقة خشب الشد تحت مركز الإضافة. ويعتقد أن تركيز الأكسين كاف لتحفيز نشاط الكامبيوم، ولكنه غير كاف في المناطق الداخلية للساق لتمنع تمايز نواتجه كألياف خشب الشد [367]. وتعجيل معدل انقسام الكامبيوم ربما يقود إلى استنفاد الأكسين.. ولقد

اقترح Casperson [80، 81] أن منحدر الأكسين ربما يكـون مهماً من التـركيز المطلق للأكسين.

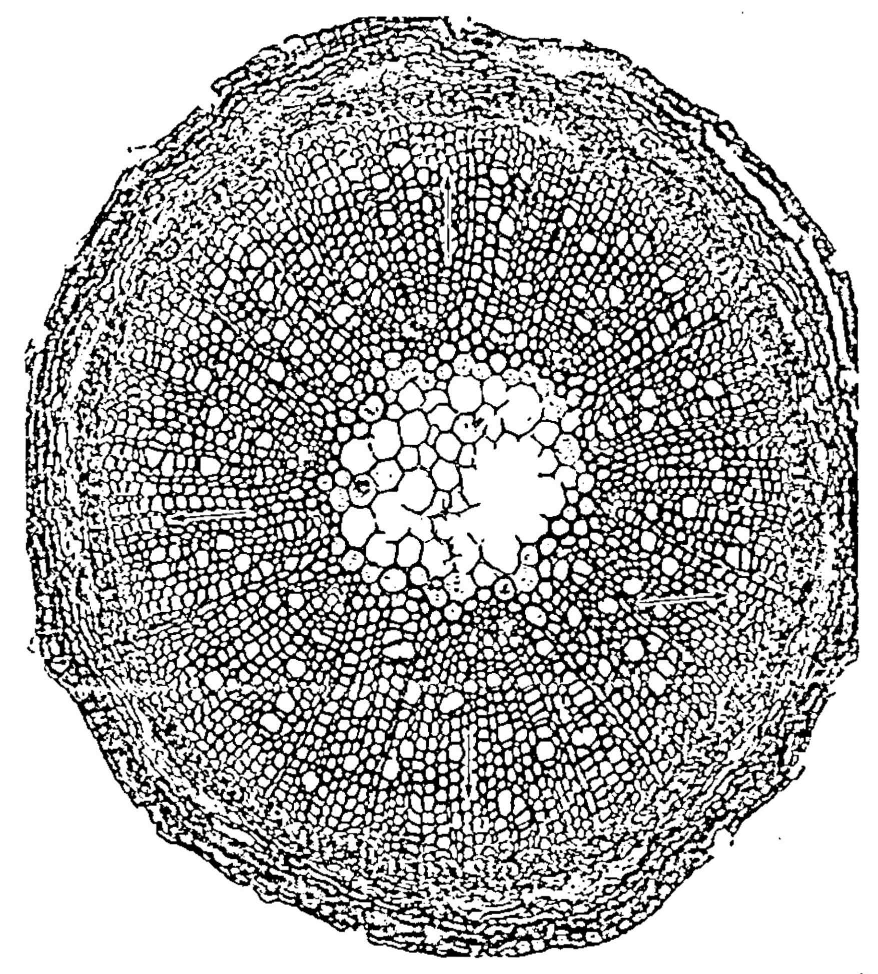
والتجارب المختلفة التي استعملت فيها مضادات الأكسينات [115، 367] هامة. وجدير بالذكر أن 2، 3، 5 ـ ثلاثي حامض البنزويك، يؤيد وجهة النظر التي تقول إن خشب التفاعل في مغطاة البذور يتكون في المناطق التي فيهـا تركيـزات الأكسين منخفضـة. ويعتقد أن هذه المادة تقفل الانتقال الاستقطابي للأكسين. عند إضافة ثلاثي حامض البنزويك إلى سلميات بادرات القيقب في حلقة عجينة اللانولين كما هو مبين في شكـل 14-4، وخشب التفاعل، الذي يشتمل على الياف جيـلاتينية وأوعيـة قليلة، يتكـون في



(شكل 4-14) بادرة القيقب عمرها 8 أسابيع عوملت بمادة النمـو في اللانـولين (سهم) تـوضح طـريقة الإضافة إلى الساق. x 1.1.

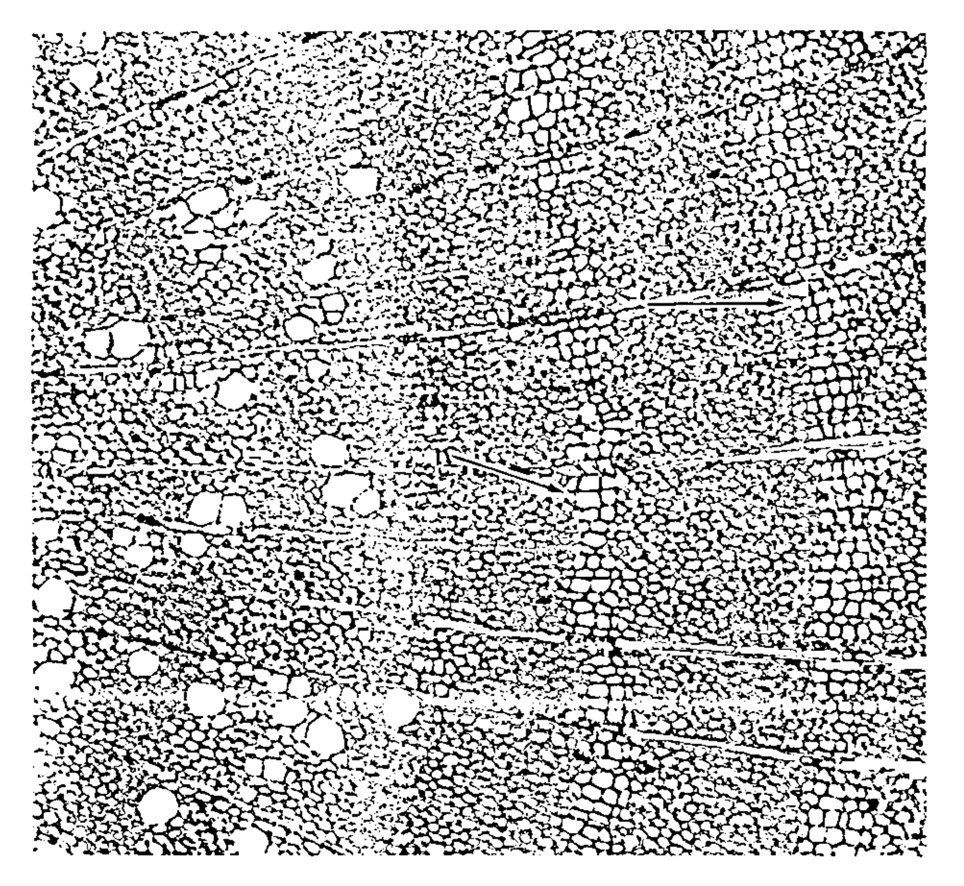
(From Moren and Cronshaw, [367] a Fig.1, p.317).

السوق تحت المنطقة المعاملة (شكل 4-15) [115]. وتم التوصل إلى نتيجة مشابهة بالإضافة الجانبية لثلاثي حامض البنزويك [366]. ويمكن منع خشب التفاعل من التكوين بإضافة الأكسين. وفي بادرات الدردار، أيضاً، يتكون خشب التفاعل استجابة إلى إضافة ثلاثي حامض البنزويك، فمن ذلك نجد أن نشاط الكامبيوم يحفز مباشرة فوق المنطقة المعاملة، من المحتمل بواسطة تجمع الأكسين الداخلي [310، 365] ويشتمل خشب التفاعل على القليل من الأوعية الواسعة والكثير من العناصر القصيبة الضيقة والألياف (شكل 4-16).



(شكل 4-15) قطاع عرضي في ساق القيقب تحت منطقة إضافة 2، 3، 5، حامض ثلاثي ايودو البنزويك ، يوضح تكوين الحلقة خشب التوتر كنتيجة للمعاملة 95x.

(From Morey and Cronshaw, [366], Fig.19, p.299).



(شكل 4-16) جزء من قطاع عرضي لساق الدردار يوضح الخشب قبل (يسار) وبعد المعاملة بحامض ثلاثي أيودو البنزويك (TIBA) بعد إضافة (TIBA) يتميز خشب التفاعل بالحزم الماسية المنقر، والحلقي وعناصر القصيبات (الاسهم). 150x.

(From Morey and Cronshaw, 365, Fig.1, p.79).

ولقد شوهد أن خشب الشد ربما يشترك بنشاط في إعادة توجيه الانحناء أو السوق التي يحتفظ بها أفقياً، خلال التركيز النشط [116]. وفي هذه الناحية، بعض المشاهدات المهمة على الجذور الهوائية للأنواع النباتية للتين البنغالي مناسبة [589]. وفي الجذور التي تزرع فيها القمم النباتية من وعاء به تربة نجد أن النمو الثاني يصاحبه انقباض يمكن تقديره. والانقباض كاف ليرفع الوعاء من الأرض. ويتكون الخشب بقوة في هذا الطور ويشبه خشب الشد الذي تكون في الساق.

وهذه الملاحظات المختلفة تؤيد وجهة النظر التي تقول إن خشب الشد يتم

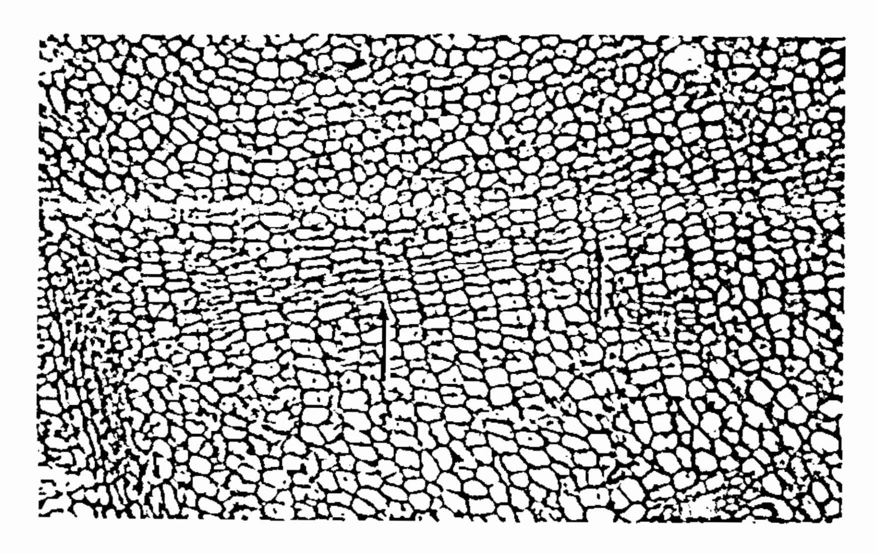
التحكم فيه بواسطة تركيز مواد تحفيز النمو، الأكسين، في منطقة الكامبيوم، أو بواسطة تغيير التركيزات النسبية لهذه المواد. وانحناء الساق ربما يقود إلى التوزيع اللامتماثل للأكسينات. والاختلافات الملاحظة في استجابة عاريات البذور، التي تكون خشب الشد في المنطقة التي بها تركيز عالٍ للأكسين، ومغطاة البذور، التي تكون خشب التفاعل في المنطقة التي بها تركيز منخفض للأكسين، من المحتمل أنها نتيجة الفروق الفسيولوجية من بداءات الكامبيوم. والدراسات المقارنة لنباتٍ ما لمزرعة الكامبيوم من مجموعتين من النباتات ربما تلقي ضوءاً على هذا الموضوع.

النمو الثانوي في نباتات الفلقة الواحدة

(Secondary growth in monocotyledons)

أعداد من نباتات الفلقة الواحدة المستوطنة في المنطقة الاستوائية، وكذلك البعض من النباتات الصحراوية مثل اليكا Yacca، لها سوق خشبية إلى حد ما. والبعض من هذه، غالبيتها النخيل، يتكون تماماً من الأنسجة الابتدائية، ولكن يظهر البعض منها نوعاً من النمو الثانوي. وفي أشجار النخيل، وعدد من نباتات الفلقة الواحدة المتشابهة في طبيعة نموها، نجد أن غالبية نسيج السلمية ما هو إلا نواتج مرستيم التغليظ الابتدائي Primary thickening Meristem. وهذا ينشأ من الانقسامات البريكلينية الموجودة تحت منطقة اتصال منشأ الورقة الفتية؛ حيث تساهم في قطر الساق الفتية وبالتالي أيضاً في طوله [25]. ويعتبر في بعض الأحيان أنه الناتج النهائي لنمو طور الحداثة [514]. وفي القطاعات الطولية لمنطقة قمة غصن مرستيم التغليظ الابتدائي يمكن أن تكون عدة طبقات طويلة إلى حد ما، من الخلايا القائمة الزاوية تتجه موازية إلى سطح الساق (شكل 4-17). ومنطقة السلمية للساق الفتية تزداد في العرض بواسطة نشاط هذا المرستيم [511].

وفي بعض أنواع نباتات ذوات الفلقة الواحدة، من الواضح وجود كامبيوم وعائي Vascular cambuim يتصل مع هذا المرستيم، [83، 159]، وموجود في المناطق المسنة للساق ويساهم في نموه في القطر. وهذا المرستيم لا يقوم بوظيفة تشبه الكامبيوم الوعائي في ذوات الفلقتين، ولكن يعطي إلى الجانب الداخلي إلى الحزم الوعائية كلية، تشتمل على اللحاء والخشب في التنظيم المزدوج الأوعية، المطمورة في النسيج البرنشيمي الذي يعرف بالنسيج الرابط Conjuctive tissue؛ ويكوّن الجانب الخارجي قليلاً من البرنشيمة فقط [82]. وفي الغالب يصبح النسيج الرابط ملجنناً،

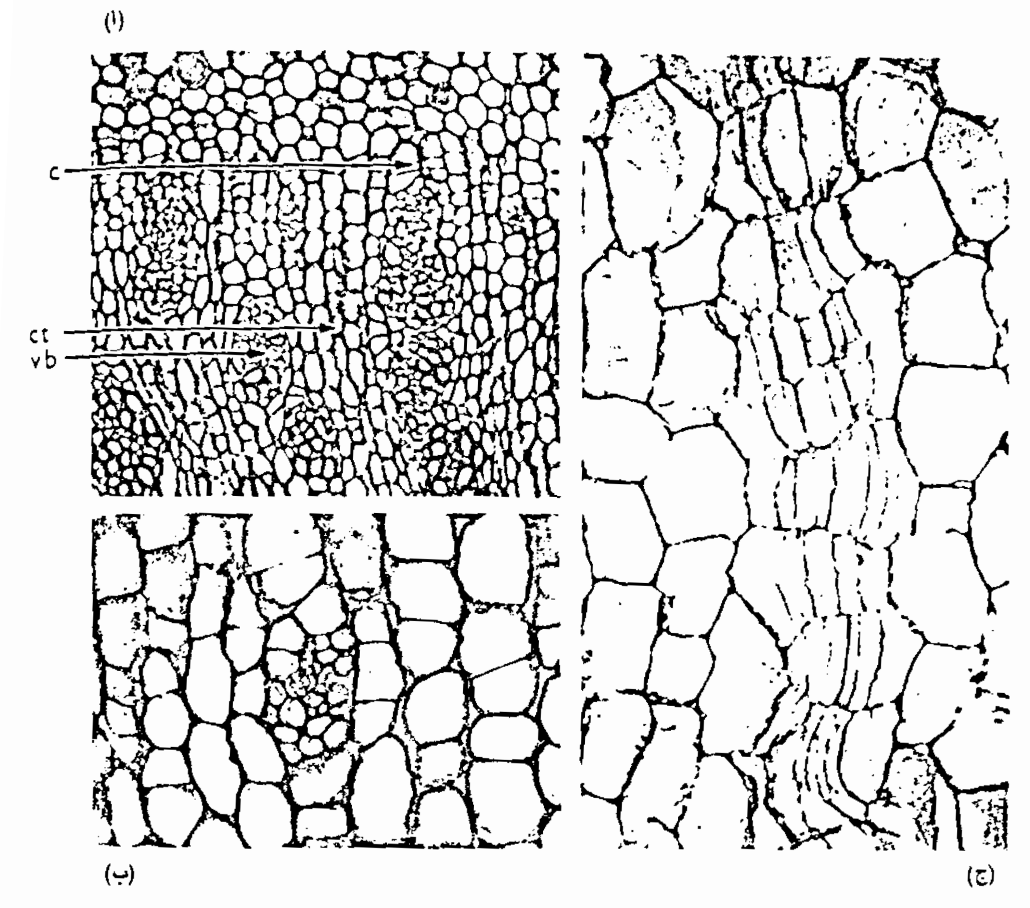


(شكل 4-17) جزء من قطاع طولي لقمة غصن السيكا، يبين المرستيم الاستطالة الابتدائية (الاسهم) عبر كشوح منطقة القمة. 50 x.

وهذا النوع من نشاط الكامبيوم ممثل جيداً في سوق الدراسينا (شكل 4-18 أ) و Cordyline. وهذا النوع من التركيب الثانوي كاف لتدعيم استمرارية النمو ويشار إليه بواسطة تسجيلات عينة الدراسينا، التي تحتفظ بمحيط يصل إلى 45 قدماً وارتفاع أكثر من 70 قدماً، وتقدير عمره يصل إلى حوالى 6000 سنة [231]. والمشاهدات الأخرى تأمر بالجدر في تقدير عمر مثل هذه الأشجار.

القليل معروف عن تركيب ووظيفة هذا النوع من الكامبيوم، أو العوامل التي تتحكم في بداءته ونشاطه، وخلايا منطقة الكامبيوم ربما تكون مغزلية، أو مستطيلة الشكل أو مضلعة الشكل وربما تختلف حتى في النبات الواحد [82]. شكل 4-14 يظهر حدوث نوعين من الخلايا في منطقة الكامبيوم لنبات الآغاف (أو الصبار الامريكي). وينتج عن تكوين الحزمة الوعائية من الانقسام النشط في الخطوط المتعددة للخلية منطقة مركزية من الكامبيوم (شكل 4-18 ب). وفي الخط الطولي الكثير من إطارات الخلايا تستخدم في إنتاج حزمة واحدة [82].

وإعادة بحث النمو الثانوي فيما يشبه أشجار ذوات الفلقة الواحدة يتم باستمرار، [510، 588] وتدل الأبحاث الثلاثة التي ستدرس كلا من توقف الأنسجة الابتدائي والثانوية في هذه الأنواع النباتية والعلاقة بين بداءة ونشاط المرستيم الثانوي ونمو الغصن. ولقد لوحظ أن نمو براعم الدراسينا يحفز نشاط الكامبيوم في



(شكل 4-18) منطقة الكامبيوم في سوق ذوات الفلقة الواحدة. (أ) ساق الدراسينا، يوضح تكوين الحزم الوعائية كاملة (vb) مطمورة في نسيج الغشاء المخاطي (ct) من الكامبيوم (c). خارج الساق ناحية قمة الصفحة x 100. (ب) منظر قريب لجزء من الساق في (a) يوضح كيف تتكون الحزم الوعائية بواسطة الانقسام النشط في خلايا قليلة لمنطقة الكامبيوم. المراحل المبكرة في هذه العملية يمكن ايضاً مشاهدتها. x 300. (ج) مماس القطاع الطولي لساق الغاف في منطقة الكامبيا. يوجد نوعان من الخلايا؛ تحتل الخلايا البرنشيمية والضيقة، والخلايا الطويلة، تتكون بواسطة انقسام الأول، الذي يعطي الحزمة الوعائية. x 150.

الساق التي تحتها [515]. والانتاج اللامتماثل للخشب في السوق المنحنية لنوع الميكا قد سجل أيضاً [516]. وزيادة على ذلك، في نباتات الدراسيبا المحفوظة في وضع افقي لعدة شهور يزداد عدد الحزم الوعائية على الجانب العلوي للساق، وبعض المرافق اللامركزية للساق، وكذلك تزداد اللجننة [461]. ومن الواضح، أن هذا النوع من الكامبيوم يستجيب إلى الجاذبية بنمط مشابه إلى حد ما لنباتات الفلقتين. ويتضح أن الدراسات اللاحقة لهذا النسيج من المحتمل ان تكون بالغة الاهمية.

التركيب الثانوي الشاذ (Anomalous Secondary Structure)

الكثير من ذوات الفلقتين، وخاصة تلك التي لها طبيعة التسلق، تظهر تركيباً ثانوياً مهماً تختلف فيه عن النوع العادي الذي سبق شرحه، وبذلك يطلق عليه في بعض الأحيان الشاذ. وهذا ربما يكون نتيجة (1) كامبيوم من النوع العادي يعطي تنظيمات غير عادية من الخشب الثانوي أو اللحاء الثانوي، أو (2) الكامبيوم نفسه الذي يعطي وضعاً شاذاً للترتيبات الشاذة للأنسجة، أو (3) تكوين كامبياً مساعداً وإضافياً.

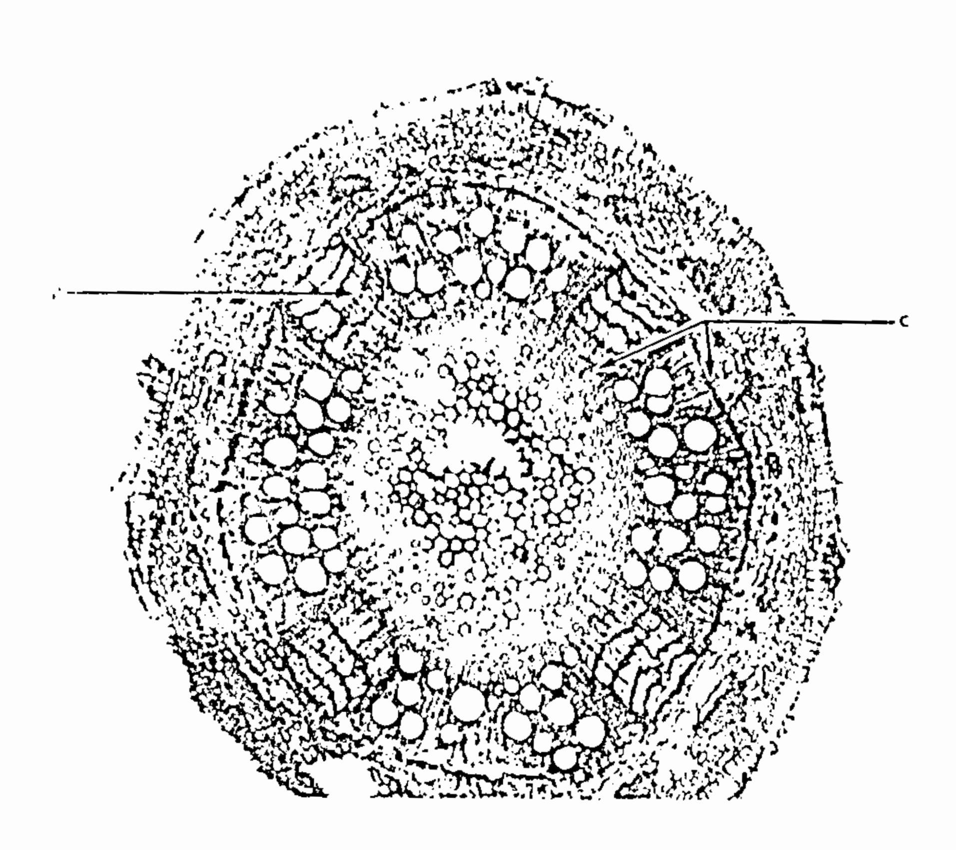
وأهمية هذه السوق يمكن أن توجد في دراسات Schenck [450]، و Metcalfe و Chalk [380] و obaton [389].

وفي بعض النباتات المتسلقة، مثل العنب والياسمين البري، يكون الكامبيوم البينحزمي برنشيمة فقط، لذلك تبقى الحزم الوعائية الأصلية متميزة خلال النمو الثانوي. وفي المغنوليات Aristolochia والأجناس التي لها علاقة يحدث هذا التركيب، ببعض الصور الإضافية. وكلما تكسرت الأسطوانة الوعائية، بواسطة الأشعة العريضة، والزيادة في محيط الأسطوانة الاسكلرنشمية التي تحيط بالحزم تصبح ممزقة وتنمو البرنشيمة المجاورة مقتحمة الفراغات. وتدريجياً تتكون الأسطوانة الوعائية الأكثر حدوداً.

والأنواع المغنولية هي أعضاء المجموعة البيولوجية للمتسلقات الخشبية، أو المعترشة Lianes، والتي لها ميول تصنيفية مختلفة وغالباً ما تظهر الصور التركيبية الشاذة، والبعض منها ربما يكون متأقلماً. ومن بين المميزات الأخرى، نجد أن الأوعية في الغالب لا تكون واسعة القطر عادة. وفي بعض أنواع البوهينيا Bauhinia، من جنس المتسلقات الخشبية، يتوقف الكامبيوم عن القيام بوظيفته باستثناء في قوسين متقابلين، ينتج عنه تكوينات مستوية، في الغالب سوق ذات بعدين. وتحدث السوق الشاذة الأكثر تعقيداً في الأنواع الأخرى.

وفي سوق البيغونية Begnonia و Doxantha والأعضاء الأخرى للعائلة البيغنونية يمكن التعرف عليها بسهولة بوجود أسفينات اللحاء الثانوي في أسطوانة الخشب الثانوي (شكل 4-14). ويوجد في الغالب أربع أسفينات متماثلة الترتيب وتتطابق في المكان إلى الحزم الوعائية الابتدائية الكبيرة [174]. وأثناء الأطوار المبكرة للنمو الثانوي يبدأ الكامبيوم الوعائي في هذه المناطق الأربعة ليعطي نسبة عالية من اللحاء ويطابقه خشب قليل. وفي بعض الأنواع نجد أن الحد بين اسفين اللحاء والخشب

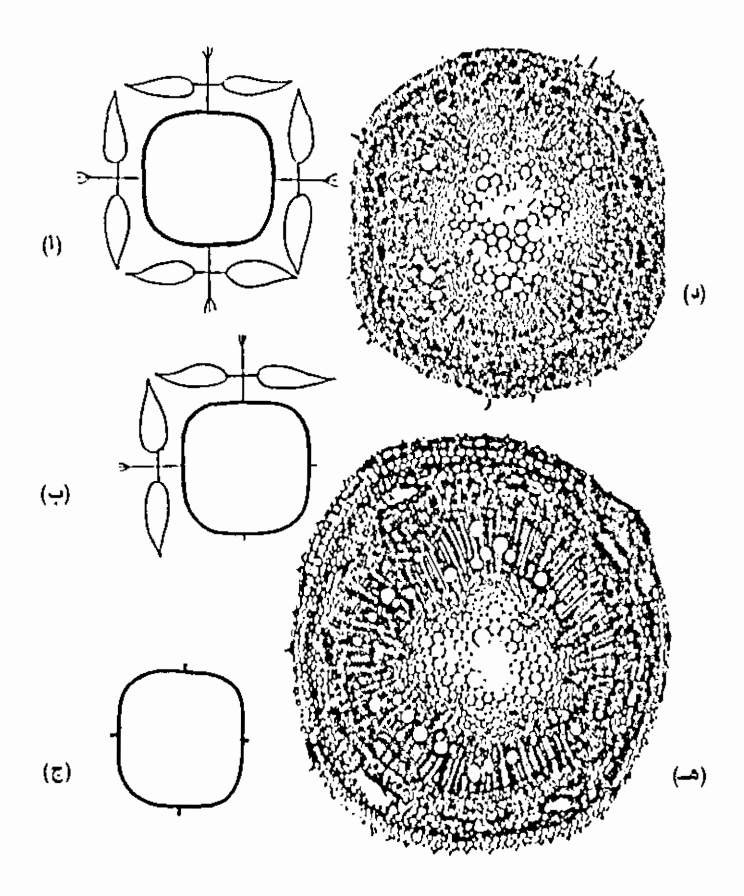
الثـانوي المجـاور عبارة عن خط مستقيم، وفي الأنـواع الأخرى تشبـه سلسلـة من الخطوات، ونتيجة التغير اللاحق في نشاط المناطق الصغيرة للكامبيوم المجاور للمنطقة الأصلية. وفي هذه السوق المهمة لا يكون الكامبيوم الوعائي أسطوانة متصلة (شكـل 4-19)، ولا يعمـل بانتظـام حول السـاق. والعـوامـل التي تتحكم في هـذا الشـذوذ، وغيرها، تتطلب البحث. وبعض التجارب الحديثة التي نوقشت في هذا الفصل سوف تقترح أنه في أربع مناطق في ساق البيفونية تلاحظ أن تركيز الجبـرلين بـالنسبة إلى الأكسين يعتبر عالياً، وبدون شك يعتبر هذا شرحاً وافياً.



(شكل 4-19) قطاع عـرضي لساق .Doxantha u يوضـح 4 اسفينات من اللحـاء الثانـوي (p). في هذه المنـاطق يكون الكـامبيوم الحـزمي (c) لحاء ثـانوي اكثـر من الخشب الثانـوي. قطاع من السلميـة الثامنـة والعشرين من قمة غصن الكنترول (ورقي) في نتائج التجربة الموضحة في شكل 4-20 x 52.

(by Courtesy of Dr. D. Dobbins).

التجـارب التي صممت لاختبار تـأثيرات الأوراق عـلى تطور ونشـاط الكـامبيـوم الوعائي في الدوكسنتا Doxantha قـد أجريت حـديثاً بـواسطة Dobbins [148]، حيث توصل إلى نتائج مهمـة جداً. والأغصـان الجانبيـة الناتجـة عن إزالة قمـة الغصن الرئيسي استعملت كمادة تجريبية. وكلما ظهرت الأوراق من البرعم الجانبي، وازيلت إمـا من اثنين من أربعـة orthostichies، أو من كل الأربعـة، أو تتـرك كـل الأوراق متصلة بموضعها، كالكنترول (شكل 4-20 أ ـ جـ). تستمر إزالة الأوراق حتى تنتـج

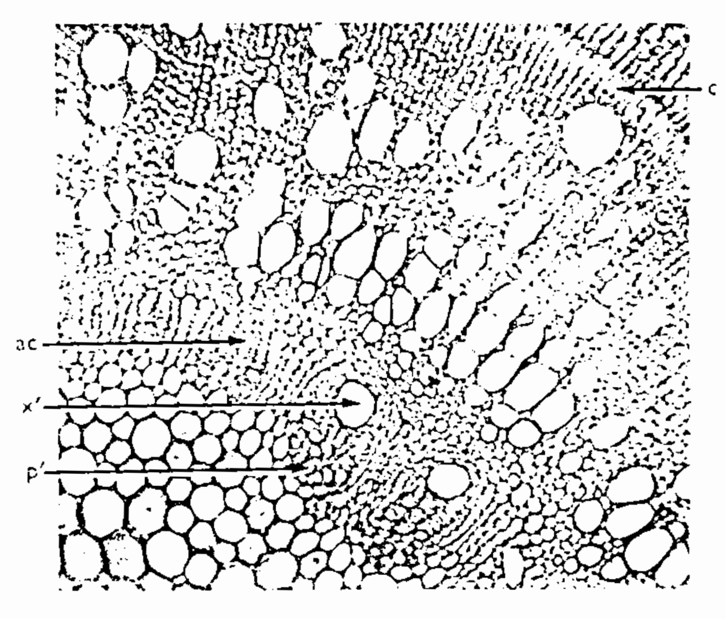


(شكل 4-20) تجربة نبات Doxantha الذي ازيلت منه الأوراق من الأغصـان الجانبيـة على اختـلاف. (أ) - (ج) رسم تخطيطي للمعـاملات (لـمزيـد من التفصيـل انظـر الاصـل). (أ) غصن متصـل مـع 4 أوراق اورسـتـاتيكيـة orthostichies. (ب) غصن ازيلت منـه الأوراق من 2 الأورسـتـاتيكيـة. (ج) غصن ازيلت كـل أوراقه. (د) قطاع عرضي للسلمية 28 للغصن الـذي أزيلت منه كـل الأوراق. عدد اسفينـات اللحاء الثـانوي. 52 x. (هـ) قطاع عرضي للسلمية 28 للغصن الذي أزيل منه صفـان من الأوراق. إسفينات اللحـاء فشلت في النمو تزامناً مع أورستاتيكية، ولكنها لم تتكون بالنسبة إلى الأوراق الباقية (الاسهم) 52 x.

(by Courtesy of Dr. D. Dobbins).

الأوراق حوالى 30 عقدة. والعقدة 28 من كل غصن تثبت وتقطع إلى قطاعات. وفي الكنترول نجد أن الاسفينات الأربعة للحاء الثانوي تطورت عادياً (شكل 4-19). وفي الغصون التي أزيلت منها كل الأوراق تفشل الاسفينات في التكوين. وبالطبع، ليس مستغرباً، أن يحدث أو لا يحدث نمو ثانوي قليل (شكل 4-20 د)، وفي السوق التي أزيلت منها الأوراق من إثنين من orthostichies (شكل 4-20 د)، يحدث نمو ثانوي أكثر من الساق ولكن فشلت في التكوين إسفينات اللحاء الثانوي عند مراكز الحزمتين الابتدائيتين المتطابقتين مع orthostichies المعاملة (شكل 4-20 هـ). وهكذا توضح هذه التجارب تأثير الأوراق على شذوذ التركيب الثانوي للساق. وفي تجارب لاحقة من المحتمل ترسيخ طبيعة تأثير الأوراق.

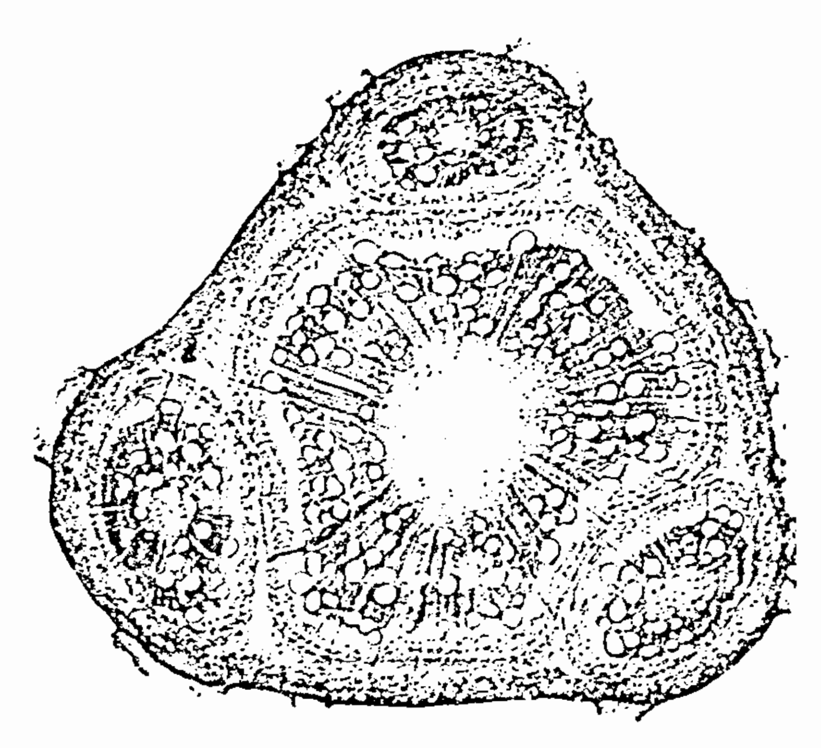
وفي الأعضاء الأخرى للعائلة البيغنولية، مثل campsis (شكل 4-21)، يتكون كامبيوم مساعد أو إضافي accessory cambium على الجانب الداخلي للاسطوانة الوعائية الثانوية العادية[445]. ويكون هذا الكامبيوم عناصر الخشب الثانوي إلى الخارج، واللحاء الثانوي إلى الداخل في الساق، عكس الكامبيوم الأصلي الذي يعمل



(شكل 4-21) الكامبيوم العادي لنبات Campasis radicans (c) جزء واحد فقط منه موضحاً، نتج خشب ثانوي ناحية الداخل، ولحاء ثانوي إلى الخارج من الساق، كالعادة. بالإضافة، كامبيوم إضافي أو مساعد (ac) نتج خشب ثانوي (x) إلى الخارج، ولحاء ثانوي (p) إلى الداخل من الساق، في التوجيه العكسي. 100 x.

عادياً. وهذا ربما تكون له صلة بافتراض المنحدر للكامبيوم الذي سبقت مناقشته في هذا الفصل. وفي grandiflora، على الأقل، هـذا الكامبيـوم لا يظهر نشـاطاً مسـاوياً حول كل الساق، ولكنه أكثر نشاطـاً في المراكـز الأربعة للحـزم الوعـائية الابتـدائية وبالنسبة إلى أمكنة الورقة [238]. وهذا يعطي مادة مهمة للدراسة البحثية.

والأنواع المتسلقة للسرجـانيا Serjania (Sapindaceae) لهـا تركيب سـاقي مهم جداً، حيث درس تطوره حديثاً [286]. وأثناء تطور أسطوانة الحزم الوعائية الابتـدائية تصبح مستقلة عند بعض النقاط، وبذلك تتقلص مجموعة من الحزم من الأسطوانة. وهذا ربما يحدث حتى في عمر الكامبيوم الأولي. وهذه المجموعات للكامبيـوم تتصرف كاسطوانات مستقلة وتعطي كامبيا منفصلة، كل منها تقوم بالوظائف العاديـة (شكل 4-22). ومن هذه الناحية يشتمل الساق على عدة أسطوانـات خشبية منفصلـة، كل منها ربما يمتلك في النهاية بريـدرم. وفي بعض الأحيان تكـون الأسطوانـة الخشبية منصصة فقط. ومن الصعب، إن لم يكن مستحيلاً، الاستدلال من الساق النـاضجة



(شكل 4-22) جزء من القطاع العرضي لساق Serijania يتصل الحزم الوعـائية عنـد المحيط قد تخصر من الأسطوانة الوعائية اثناء النمو. كل واحد الآن، له كامبيوم وعائي يعمل عادياً ومستقلاً. x 17.

عن السلوك الذي نشأ منه هذا التركيب. وأهمية الدراسات المتطورة تؤكده مرة ثانية. ومرة أخرى، نجد أن العوامل التي تتحكم في هذا التركيب لم تدرس.

وفي سوق الجهنمية، التي بحثت مرة ثانية [170]، والأعضاء الأخرى لعائلة Nyctaginacea، كامبيا عديدة تنهض على التتابع في اتجاه الطرد المركزي، وينتج كل كامبيوم خشبا ونسيجا رابطا إلى الداخل، ولحاء ونسيجا رابطا إلى الخارج. والنسيج الناتج يعطي مظهر الحلقات المركزية للحزم الوعائية المطمورة في النسيج الرابط.

البريدرم (Periderm)

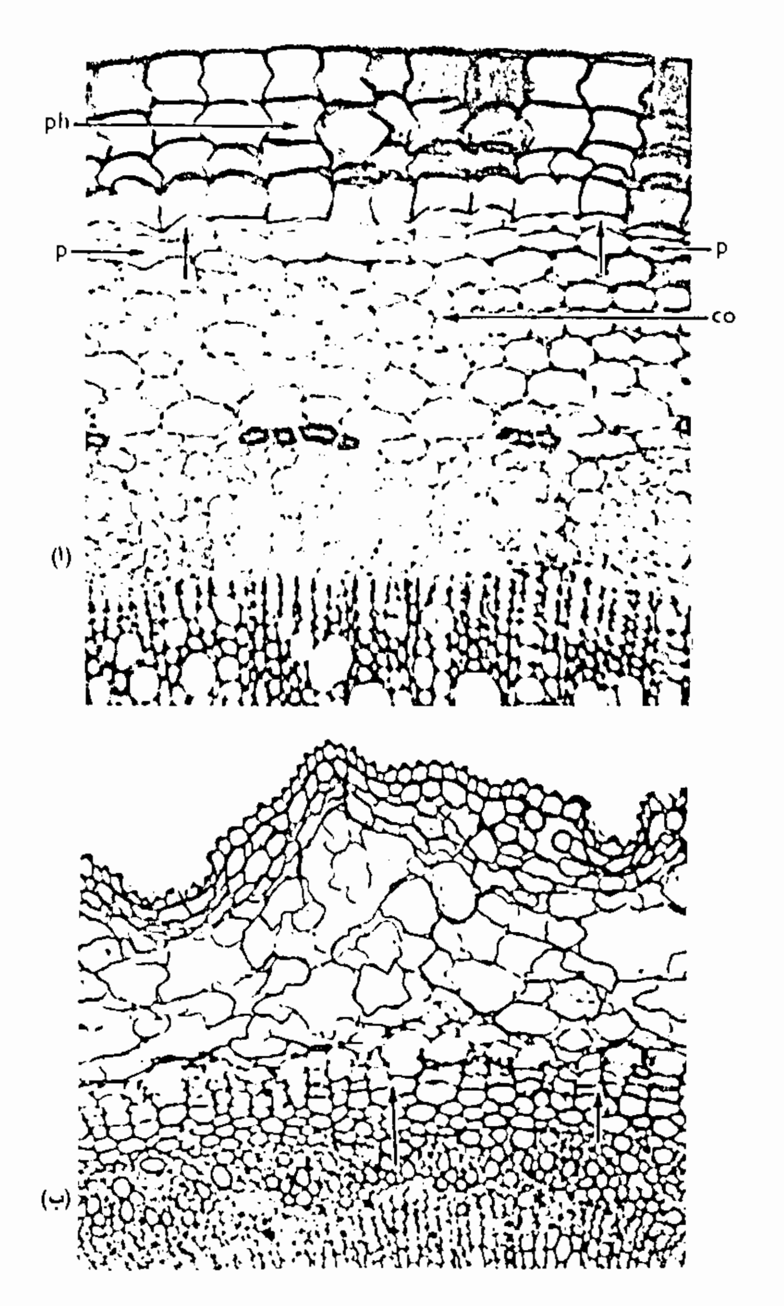
والبريدرم هو نسيج الوقاية الذي في الغالب يحل محل البشرة في السوق التي تمر بالتغليظ الثانوي الواضح. ويتكون بواسطة المرستيم الجانبي، الفلوجن أو الكامبيوم الفليني. وخلايا الفلوجن مرستيمية، ولكنها تشبه خلايا الكامبيوم الوعائي عالية التحوصل؛ ولا تشبه الكامبيوم الوعائي، من ناحية البداءات المغزلية والشعاعية، وكل خلايا الكامبيوم الفليني من نوع واحد. وينقسم الكامبيوم الفليني بريكلينيا ليعطي سلاسل قطرية من الخلايا؛ هي تلك التي تظهر إلى الخارج تتمايز كفلين phellen أما الموجودة في الداخل فتتمايز كفلودرم أو قشرة ثانوية.

وفي السوق ينشأ الكامبيوم الفليني في العادة سطحياً (أو علوياً)، في طبقة التحت ـ بشرة (شكل 4-23 أ) أو حتى في البشرة نفسها. وتحدث الانقسامات البريكلينية في طبقة الخلايا المهتمة. والكامبيوم الفليني ربما يكون أسطوانة كاملة حول الساق، أو ربما تتكون في أقواس. وفي بعض السوق، مثل الكشمش (شكل 4-23 ب) والعنب، الفلوجين ربما يكون غائر الموقع، ينشأ مباشرة خارج النسيج الوعائي، وفي بعض اللحظات، نجد أن القشرة الموجودة خارج هذه النقطة وكذلك البشرة تنسلخ تدريجياً وتتلف.

وخلايا الفلين ميتة عند النضج، ولها جدر خلوية مسوبرة. وخلايا الفلودرم المتكونة إلى داخل الكامبيوم الفليني، حية. وغالباً ما تتميز عن خلايا القشرة فقط بواسطة تراصفها القطري مع الكامبيوم الفليني والفلين.

ويعطي الكامبيوم الفليني، عدداً غير متساو من المشتقات على احد الجانبين أثناء النمو الفصلي، وتتمايز أعداد كبيرة من الخلايا على الجانب الخارجي (الفلين) للكامبيوم الفليني. وربما تصل إلى 20 صفاً من الخلايا في فصل واحد.

وفي بعض النباتات نجد أن ابتداء وتطور كامبيوم فليني واحد ربما يتبعه آخر،



(شكل 4-23) مصدر البريدرم. (أ) قطاع عرضي لساق السولانم، الكامبيوم الفليني (معلم بالاسهم) يحتوي على مصدر تحت بشرة، وأعطى طبقة واحدة من منشأ الكامبيوم الفليني (p) واربع فلين (ph). هذه الطبقات تصطف في طبقة واحدة. وانسلخت البشرة، ولكن وجود المنطقة العريضة للقشرة (co) يشير إلى المنشأ السطحي للكامبيوم الفليني. 150 x. (ب) القطاع العرضي لساق الكشمش يوضح المصدر العميق للكامبيوم الفليني (معلم بالاسهم). 200 x.

وفيما بعد، يتكون على التتابع الكامبيوم الفليني الغائر. وكل كامبيوم فليني يقوم بوظائفه عادياً وينتج فليناً وكامبيوماً فلينياً. واكياساً من النسيج، لحاء ثانوية في الغالب، تصبح معزولة بين البريدرم، وتؤدي إلى موت هذه الخلايا. ويشار إلى كل هذا النسيج في بعض الأحيان بالريتيدوم Rhytidome (انظر الجزء الأول [127] شكل 11-3). وإذا كونت الفلوجينات المتعددة اسطوانة كاملة حول الساق، فتتكون حلقة القلف؛ وإذا كونت أقواس منفصلة فيتكون القلف الحرشفي.

ويشمل اصطلاح القلف كل الأنسجة الموجودة خارج الكامبيوم الوعائي، أي، اللحاء الثانوي واللحاء الابتدائي والقشرة والبريدرم وأي نسيج خارج البريدرم. ويحتوي القلف في الغالب على كمية من الاسكلرنشيمة، تشمل ألياف اللحاء وفي الغالب قصيبات أيضاً. وبالطبع، يشتمل القلف على أصناف هائلة من الأنسجة، يختلف تركيبها كثيراً في الأنواع المختلفة [166].

وربما تتمايز العديسات Lenticels في بعض المناطق، في الغالب تحت الثغر. والكامبيوم الفليني في هذه المناطق، الذي يتصل مع بقية الكامبيوم الفليني، مكوناً كتلة مفككة التنظيم، وخلايا غير مسوبرة بها الكثير من المسافات البينخلوية، النسيج المتمم Complementary tissue.

وخلايا الفلين ميتة بسبب سوبرة جدرها غير منفذة [109]. وفلين البلوط، يعتبر مصدراً رئيسياً للفلين التجاري. والأنماط السطحية للقلف وتركيبه إلى حد ما لها بعض العلاقة بمعدل النمو للحاء التحتي [582، 583].

وفي بعض ذوات الفلقة الواحدة يتكون فلين ذو طبقات. ويتكون هذا النسيج بواسطة الانقسامات البريكلينية من خلايا برنشيمية السطحية، ولا ينشأ من الكامبيوم الفليني الحقيقي. وتنتظم الخلايا قطرياً في صفوف، ولها جدر مسوبرة.

والعوامل المحتملة التي تتحكم في نشاط الكامبيوم الفليني نوقشت في الجزء الأول فصل 11، ولكن أمكن التوصل إلى استنتاجات قليلة. ولقد أوضحت الدراسات الفصلية أن الكامبيوم الفليني في الخرنوب الأسود، على الأقل في الظروف المناخية السائدة في فلسطين، أن هناك فترتين من النمو النشط، في ابريل ويوليو- اغسطس [542]. وفي الأغصان المعاملة بالجبرلين أو نفتالين حامض الخليك يحدث نشاط الكامبيوم الفليني في العقد المسنة فقط بمقارنته بنبتات الكنترول [19]. ويظهر أن نشاط الكامبيوم الفليني يثبط بواسطة الهرمونات المتكونة بواسطة قمة الغصن النشطة النمو أو بواسطة المناطق النامية للغصن. وربما يعتبر مظهراً من مظاهر الشيخوخة يشبه منطقة سقوط الأوراق (انظر فصل 5).

5

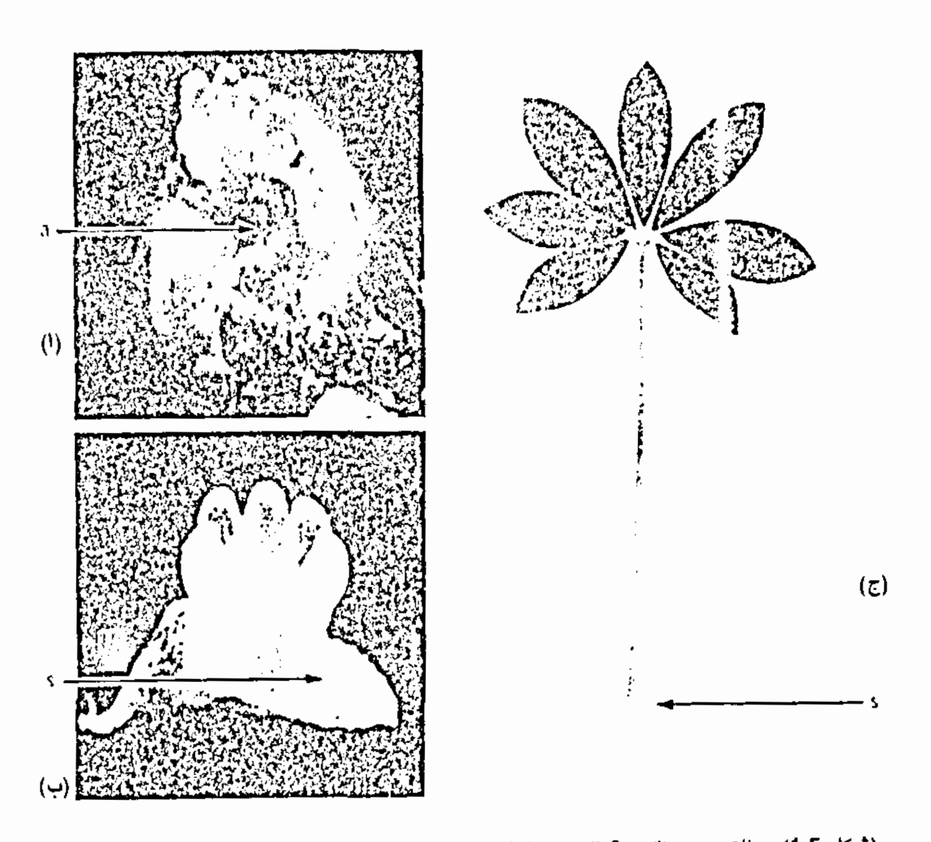
الـــورقـــــة (The Leaf)

الأوراق عبارة عن أعضاء جانبية في الســاق، المكونــات الصـحيحة للغصن. وكمــا اشير في فصل 3، إلى أن هناك علاقة وطيدة بين الورقــة والساق التي تحملهــا. وكما طرحها Foster [188]، إن أي محاولة لفصل الورقــة أو الساق، عــلى الاقل من النــاحية المرفولوجية، لا تؤيده حقائق النمو؛ ومن ناحية أخرى، نجد أن الورقــة تنجز وظيفــة خاصة نوعاً ما، ولهذا تعتبر عالية التخصص تركيبيــاً وفسيولــوجياً، ويظهــر أنه من المناسب تخصيص فصل منفصل للورقة، مع التذكير في الوقت ذاته بأن الورقة تعتبر عنصراً أساسياً للغصن الورقي.

والورقة هي العضـو النموذجي الذي يحدد النمو، وهي متماثلة الظهر بطني dor-siventral symmetry. وهي مفلطحــة الشكل وتقــع في مكان جيــد بالنسبــة لوظيفــة البناء الضوئي، حيث إنه يمكن تعريض مساحة كبيرة لضوء الشمس. والورقة الظهر بطنية تستخدم بدون شك لفتــرة طويلــة، ولكن العوامــل التي تتحكم في الظهر بطني للورقة غير مفهومة جيداً.

ويمكن أن تصنف الأوراق مرفولوجياً كأوراق صغيرة microphylls وأوراق كبــيرة macrophylls، وحسب التاريخ العــرقي (أو النشوء النــوعي) تعتبر الــورقة الكبــيرة فرعاً متحــوراً، بينما الأوراق الصغــيرة عبارة عن نمــو الساق الــذي لا يترك فُــرجة ورقيــة. وتطور الكــائن لكلا النــوعين لمنشــأ العضو من المنشــأ المشابهــة عنــد قمــة الغصن، والحجم الصغير للورقة الصغيرة ما هو إلا نتيجــة الفشل في الاستمــرار في النمــو اللاحق [556]. وتــوجد الــورقة الصغــيرة في البسيلوتالس Psilotales والحزازي الصولحانية وبعض السرخسيات الأخرى. وتتفاوت كثيراً أوراق النباتات الزهرية في

الحجم والشكل. وتتراوح الأوراق الخوصية (الخضراء) من مليمترات قليلة في الطول إلى أعلى من 6 أقدام في بعض أشجار النخيل والموز؛ والأوراق الطافية لزنابق الماء العملاقة، Victoria amazonica التي ربما لها نصل يصل قطره الى 6 أقدام قادر على حمل وزن طفل أو حتى الإنسان البالغ إذا تم توزيع الوزن بالتساوي على سطح الورقة. والأوراق الخوصية ربما تكون بسيطة أو مركبة؛ إذا كانت مركبة، ربما تنشأ الوريقات من نقطة مركزية، كما في الأوراق الراحية لقسطل الفرس والترمس (شكل 5-1 حـ)، أو ربما تتكون (في العادة من أزواج) عبر المحور الطولي (أو العنق rachis)، كما في الأوراق الريشية للورد. وورقة الورد تعتبر أيضاً مثالاً للورقة التي تحمل أذينات، أي توجد ورقة واحدة يحدث فيها نموان جانبيان، أو أذينات، عند القاعدة. وفي الترمس توجد أيضاً أذينات صغيرة (شكل 5-1 حـ). ويتكون الكثير من



(شكل 5-1) الترمس، (ا) قمة الغصن (a) محاطة بواسطة منشأ الورقة الفتي P_1-P_6، ويمكن رؤية منشأ الوريقات في منشأ الورقة المسنة. 90 x C. x. (ب) الورقة السادسة الأصغر، P_6 توضح منشأ الوريقة ونمو الأدينات (s). 80 x c.x. (ج) ورقة مركبات بها أدينات. (s) 2 / 3 x.

الأوراق الخضرية من نصل وعنق. وفي الأنواع الأخرى، العنق غير موجـود أو قصير جداً، ويقال عن الـورقة جـالسة. وبعض الأوراق لهـا غمد قـاعدي يحيط بـالأوراق الصغـرى وقمة غصن؛ وهـذا شائـع في نباتـات الفلقة الـواحدة والأمثلـة المعروفـة للحبوب والأعشاب النجيلية الأخرى. وأوراق معظم نباتات الفلقتـين لها عـرق واحد رئيسي، أو عرق وسطي، يتصل مع العنق إذا كان مـوجوداً؛ وتكـون اشرطة الحـزمة القليلة شبكة، ويقال عن الورقـة لها تعـرق شبكي. وفي أوراق غالبيـة نباتـات الفلقة الواحدة، العديد من الحزم الوعائية متساوية الحجم تقريباً تكون ما يسمى بـالتعرق المتوازي. وتقع الـورقة الخضريـة النموذجيـة قبالـة البرعم الإبطي ولكن الـوريقات المنفردة للأوراق المركبة ليس لها براعم في آباطها.

وغالباً ما يتغير شكل الورقة في النبات الـواحد أثنـاء تطوره ويقـال على مثـل هذه النباتات أنها تظهر تطور تبادل الأصل heteroblastic.

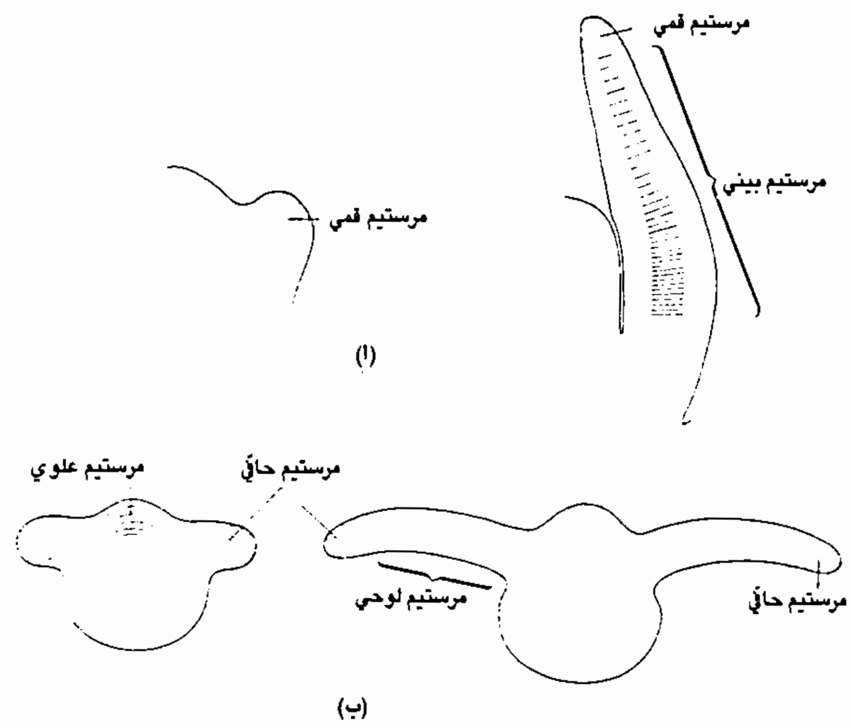
وفي الأنواع الأخرى، التي تمتلك تطوراً متمـاثل الأصـل، تبقى الورقـة منتظمة. وربما يختلف شكل الـورقة في أطـوار الحداثـة والبالغـة من نمو النبـات؛ وفي بعض الأحيان نجد أن تغيير شكل الورقة يصـاحب أو يسبق الإزهار. والأعضـاء الورقيـة التي تقع قبالة الأزهار أو النورة تسمى قنابات bracts، وربما تكون أوراقاً خضريـة متحورة أو تركيبات بسيطة تشبه ـ الحرشفـة، والأوراق الحرشفيـة تسمى في بعض الأحيان Cataphylls، وربما تشتمل على قنابات، وبراعم حرشفية وإبصال حرشفية. وفي الغـالب تكون منبسطـة، ورقيقة التـركيب ومحدودة النمـو إلى حد مـا، وتحتوي قواعدها على غمد تقريباً. وفي البراعم الشتوية لـلأنواع النبـاتية المعمـرة تحتوي في الغالب على براعم حرشفية ومنشأ الورقة الخضريـة، وربما تـوجد أشكـال انتقاليـة متوسطة مرفولوجياً.

وفي بعض الأنـواع، توجـد الأعضاء التي تقـوم بعمليـة البنـاء الضـوئي والتي يختلف تـركيبها المـرفولـوجي عن الأوراق. على سبيـل المثال، التـركيبات المفلطحـة، الكاملة، التي توجد في بعض أنواع الطلح ليست أوراقاً ولكنها تساوي مرفولوجياً مع العنق أو الزند المفلطح؛ وتسمى مثل هذه التركيبات الأعناق الورقية phyllodes. وفي بعض النباتات، مثل السفندر و semel والاسبرجس، نجد أن أعضاء البناء الضوئي تمثلهـا في الحقيقـة السـوق المفلطحـة؛ وهـذه تسمى سـوقـا ورقيـة cladodes أو phylloclades. وهي تقع قبالة الورقة الحرشفية.

مثل السـاق والجذر، تشتمل الورقة على ثلاثة أنسجة أسـاسية: النظـام البشري، ويتكـون من البشرة العلويـة والسفليـة، والنسيـج الأسـاسي، ويتكـون من النسيـج

الوسطي والنظام الوعائي ويتكـون من الحزمـة الوعـائية مكـونة العـروق. والنسيج الوسطي النموذجي، هو نسيج البناء الضوئي، ويتكـون من النسيج العمـادي، وهو عبارة عن طبقة أو طبقات من خلايـا مستطيلة في الخط العـرضي للورقـة، ويقع تحت البشرة العلوية؛ والنسيج الإسفنجي، وهو عبـارة عن خلايـا برنشيميـة توجـد بينها فراغات بينخلوية بوفرة، وتقع بين النسيج العمادي والبشرة السفليـة. والورقـة التي تحتوي على مثل هذا التركيب يقال لها ظهر بطني؛ والورقة التي تحتـوي على نسيـج عمادي على كلا الجانبين يقال لها متماثلـة الجانب Isolateral أو متمـاثلة الجـانبين. وفي بعض الأنواع تحدث الأوراق المركزية، أي الأوراق المتماثلة القطر تقـريباً والتي يتكون فيها النسيج العمادي حول كل المحيط.

والعديد من المـرستيمات، التي تعمـل معاً أو في تعـاقب، تساهم في نمـو الورقـة. وتعطي هـذه المرستيمـات أسماء طـوبوغـرافيـة؛ وهي قمي ووحشي adaxial وحـافي ولوحي plate ومرستيم بيني (شكل 5-2). ويوجـد اختلاف كبـير في شكل الـورقة في الأنواع المختلفة، أو في نفس النوع في أوقات مختلفة أو تحت ظروف بيئيـة مختلفة،



(شكل 5-2) رسم تخطيطي يوضح المرستيمات المختلفة لمنشأ الورقـة كما يـرى (أ) في القطاع الطـولي (ب) وفي القطاع العرضي.

وهو يرجع في الحقيقة إلى النشاط النسبي ومدة نشاط هذا المرستيم. ويشابهه تماماً، إلا أنه لم يكن واضحاً دائماً، والمعاملات التجريبية التي تؤثر على شكل الـورقة هي في الحقيقة تؤثر على نمو مرستيم واحد أو أكثر من هذه المرستيمات. وسـوف توجـه الدراسات التالية ناحية تفسير النتائج التجريبيـة بالنسبـة إلى النشاط المـرستيمي، التي تقودنا إلى فهم أحسن لتحكم نمو الورقة.

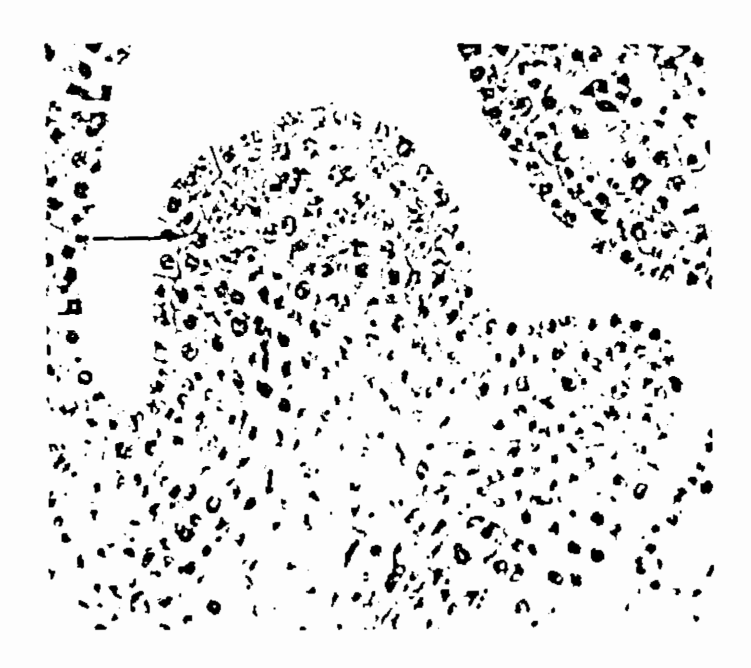
تكوين ونمو وتطور الورقة

(Formation, Growth and Development)

يتكون منشأ الورقة في المرستيم القمي للغصن في المركز، وتترتب المراكز بـانتظام طبقـاً للتوزيـع الورقي، كمـا سبق شرحه في فصـل 3. وهذه المـراكـز هي عـلى قبـة المرستيم القمي، على مسافات متسـاوية من القمـة (انظر فصـل 3). وأثناء تكـوين البلاستوكرون، أي الفترة بين منشأ ورقة واحدة ومنشأ الورقة اللاحق، وتتغلب قمـة الغصن في الحجم، وتعتمد الكمية على حجم منشأ الورقة بـالنسبة إلى قمـة الغصن. وتحدث حالات مختلفة في المرستيم القمي قبل ظهور منشـأ الورقـة؛ بغض النظر عن عمومية ظاهرة تكوين الورقة في المملكة النباتية، وهذه الحالات، غير مفهومة حتى الآن. مع ورود بعض الأمثلة للتعقيـد الذي يمكن حـدوثه. وفي قمـة، غصن Narcissus، على سبيل المثال، عدد الخلايا في الانقسام عـلى القبة حيث منشـأ الورق الـلاحق سوف يتكون من حوالى ضعف ذلك الذي يحدث في القبة المقـابلة [135]، وفي البـازلاء، إحلال الخلايا والتغيرات في البلاستوكرون، أي قبل وقت ظهور منشأ الورقـة [338، 339]. ولقد أوضحت دراســات الكيمياء النسيجيـة زيادة في RNA عنـد مـركـز منشـأ الـورقـة الفتية [211]. مع وجوب حدوث التغيرات الكيموحيوية الأخرى.

والعلامة التركيبية الأولى لبداية الورقة في الانقسام البريكليني على جناح القمـة، غالباً في الطبقة الثانية أو الثالثة للخلايا (الاشكال 5-3 و 5-4 حـ). وفي ذوات الفلقـة الواحدة، ربما تحدث الانقسامات البريكلينية في الطبقة السطحية للكساء؛ وفي ذوات الفلقتين؛ في الغالب تنقسم طبقة الكساء الخارجية احديدابياً فقط لتعطي بشرة منشأ الورقة الفتية. وفي الغالب يتبع بداءة الانقســام البريكليني بـواسطة انقسـام لاحق للخلايا المجاورة التي تحتها. (شكل 5-3)، مما ينتج عنه الارتفـاع التدريجي لمنشـأ الورقة فوق سطح المرستيم القمي.

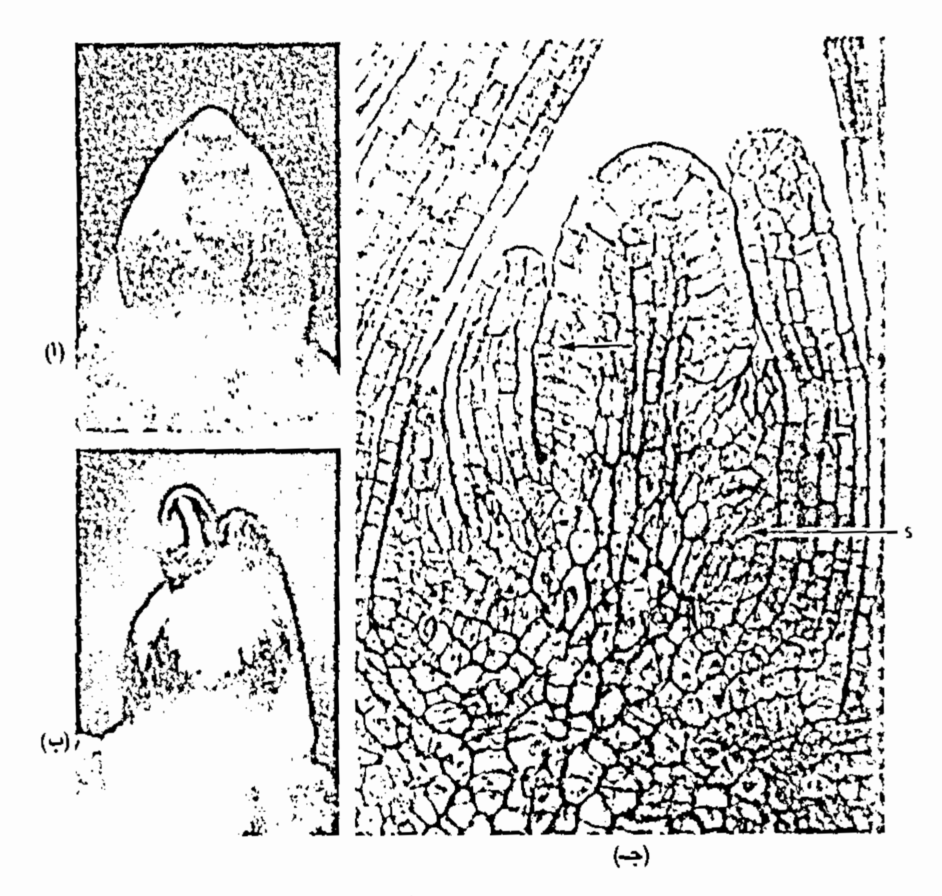
وفي الأنـواع التي بها غمـد في قواعـد أوراقها، مثـل الأعشاب النجيليـة، تنتشر الانقسامات جانبياً من المركز الأصـلي للمرستيم القمي، وينتـج عنها منشـأ الشكلي



(شكل 5-3) تداخل الورقة في البازلاء. يشير السهم إلى منطقة تداخل الورقة؛ يمكن رؤية الانقسام البريكليني في الطبقة الثانية. x 300.

صليبي الذي لم يتماثل ظهر بطني إلى الآن، ولكنه سميك عند نقطة المنشأ ومستدقة في الجانب الآخر [395]. يبدأ منشأ الورقة في النمو عمودياً، وينتشر الانقسام أيضاً ثانية حول القمة، مؤدياً إلى النمو العلوي لرقبة أو حافة النسيج حول محيط قمة الغصن (شكل 5-4 أ و د). وهذا اقصر من مكان النمو الأصلي، قمة منشأ الورقة. وإحدى النتائج لهذا النمو هو أن القطاعات الطولية لمنشأ الورقة على القمة تمر أيضاً خلال الغمد على الجانب المقابل للقمة (شكل 5-4 حـ).

ومنشأ البراعم الإبطية لا تتكون في الغالب حتى يكون منشأ الورقة في البلاستوكرون الثاني أو الثالث (انظر فصل 3). وفي الأنواع التي توجد أذينات بأوراقها، يتكون نمو صغير على أحد الجانبين لمنشأ القاعدة في الغالب من البلاستوكرون الثاني أو الثالث (شكل 5-1 أ و ب). وفي الأنواع النباتية التي بها أوراق مركبة رافية، مثل الترمس (شكل 5-1)، ويصبح منشأ الوريقة واضحاً في حوالي البلاستوكرون الثالث. وتتكون نتيجة ترسيخ العديد من مراكز النمو مع اعتراض مساحات حيث يوجد نمو قليل. وتتكون الأوراق الريشية على مناطق المرستيم الحافي، وابتداؤها يتأخر في الغالب حتى البلاستوكرون الأخير.



(شكل 5-4) قمم الغصن ونمو منشأ الورقة في القمح (أ) و(ب) قمم الغصن الحية ترى بزوايا مختلفة، توضح منشأ غمد منشأ الورقة. أزيل منشأ الورقة المسنة، وبذلك تبرز قمة الغصن. x 50.(جـ) قطاع طولي لقمة الغصن. يشير السهم إلى الانقسامات البريكلينية التي ينتج عنها تكوين منشأ الورقة الجديدة. 1. منشأ الورقة؛ s، الغمد x 200.

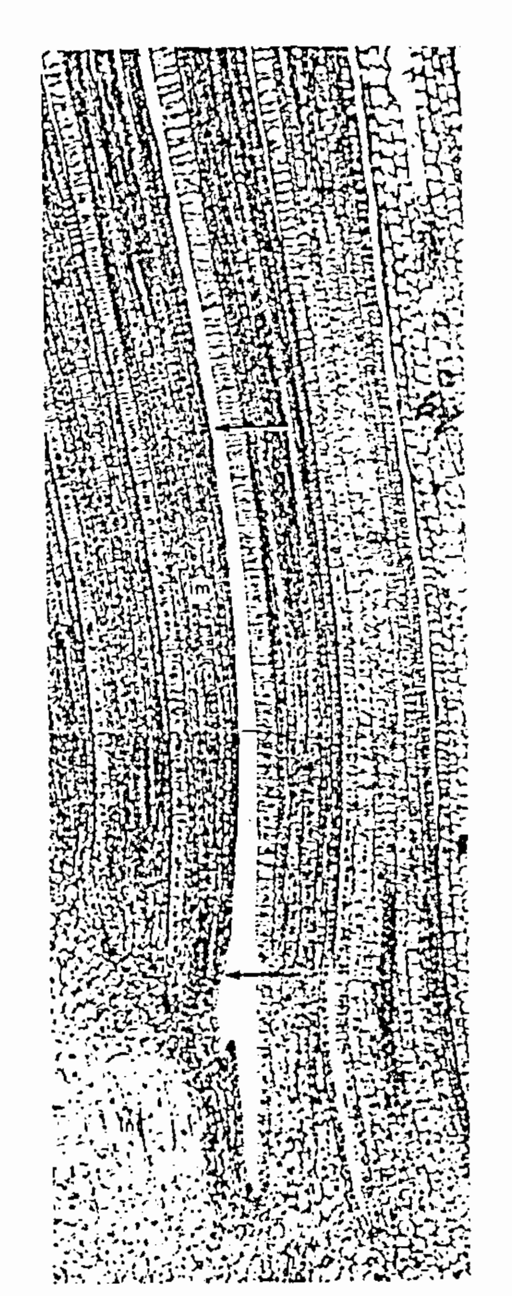
(by courtesy of Dr. B.C. Sharman).

النمو القمي والبيني (Apical and intercalary growth)

وفي المراحل المبكرة بعد بدايته، على سبيل المثال، في الرز أثناء البلاستوكرون الثانية [305]، نجد أن الكامبيوم الأولي يظهر بجلاء النمو القمي. وهكذا يكون تركيباً طويلاً يظهر من المرستيم القمي (شكل 5-3). وفي البازلاء قدرت الزيادة في طول الكامبيوم الأولي أثناء البلاستوكرون بحوالي 60 مليميكرون [337]. وفي الكثير من الأنواع النباتية، النمو العمودي يكون أكثر على الجانب السفلي لمنشأ الورقة، أي في

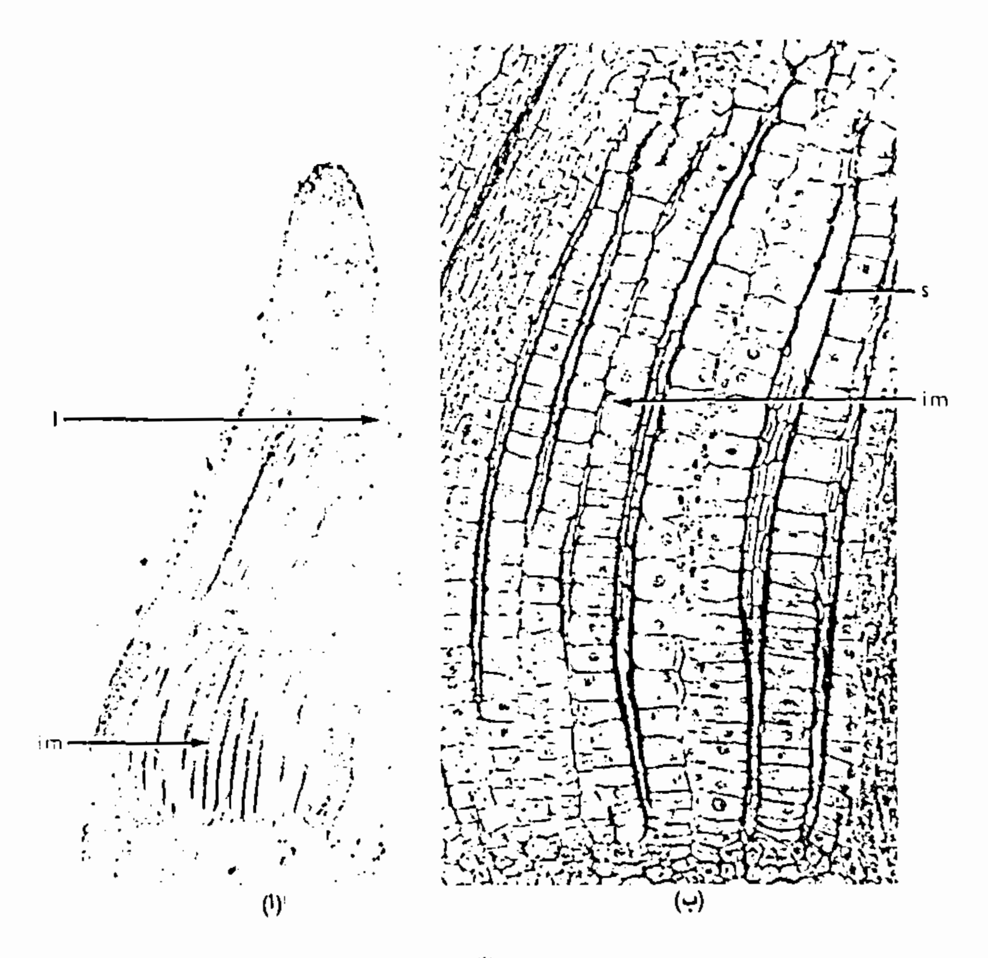
الجانب البعيد عن المحور أو قمة الغصن. والنتيجة، غالباً ما ينحني منشأ الورقة الفتي حول المرستيم القمي، مانحا إيّاه بعض درجات الحماية.

وفي السرخس، نمو قمة الورقة يطول وهناك خلية قمية مميزة. وفي أوراق مغطاة البذور، في العادة لا توجد بداءات قمية محددة ويتوقف نمو القمة مبكراً نسبياً في تطور منشأ الورق الفتي [188]. والامتداد المتلاحق للورقة هو نتيجة الانقسام العام للخلية والتوسع خلال منشأ الورقة. ويتوقف انقسام الخلية أولاً عند قمة الورقة، على الأقل في القاعدة [346]، وهكذا نجد أن تمدد الورقة يأتي من نمو المرستيم البيني (شكل 5-5)، باستثناء الأطوار المبكرة. وفي معظم ذوات الفلقة الواحدة هناك وضوح قليل للمرستيم البيني عند قاعدة منشأ الورقة. ومثل هذا المرستيم يوجد أيضاً في أوراق زنابق الماء (شكل 5-6)، ومسؤول عن استطالة العنق الذي يرفع النصل فوق سطح الماء. ويستمر الانقسام بطريقة ما لتكون ملفات طولية من الخلايا المساهمة في تمدد الورقة (شكل 5-6 ب). ويتضح من الأوراق الخضراء لنبات النرجس عدم وجود نمو القمة في المنشأ، ولكن الاستطالة ناتجة عن النشاط البيني [136].



(شكل 5-5) قطاع طولي لمنشأ الورقة النامية لنبات القبرصية. حالة المرستيم البيني التقريبية. (im) في ورقة واحدة المشار اليها بواسطة الاسهم. قمة الغصن على يسار الصورة، نمو السلمية x 150.

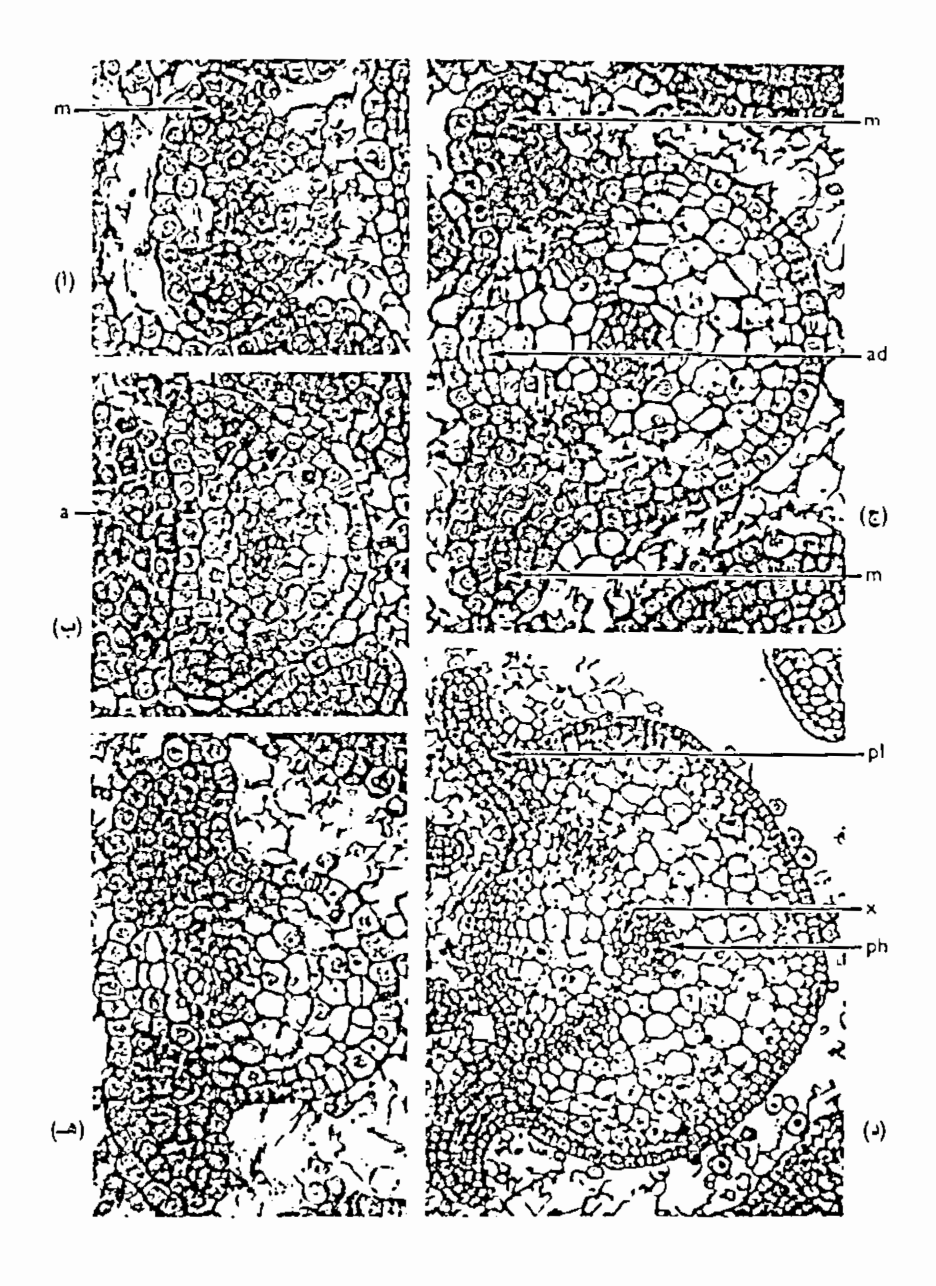
(Slide by courtesy of DR. J.B. Fisher).



(شكل 5-6) قطاع طولي لمنشأ ورقة Nuphar. (أ) قطاع طولي لكل المنشأ. im المرستيم البيني، نصل الورقة ملفوف. x 40. (ب) قطاع طولي لجزء من المرستيم البيني (im) وبه مسافة بينية (s) خلية صغيرة لنسيج الكامبيوم أيضاً موجود. x 150.

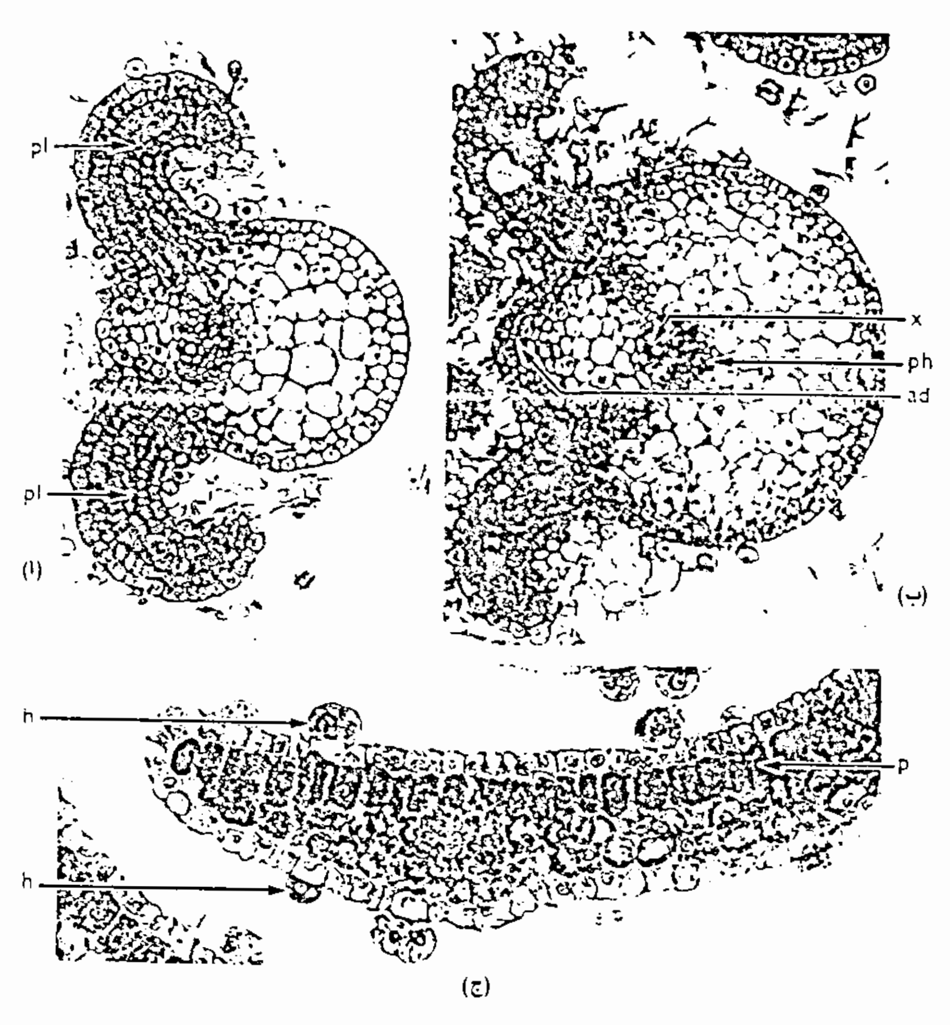
النمو الحافي أو الجداري (Marginal growth)

عندما يصل الظهر بطني الفتي لمنشأ الورقة بعض الارتفاع تظهر انتفاخات صغيرة أو نموات جانبية على أحد الجانبين (شكل 5-7 أ). وهذا يكون المرستيمات الحافية، وبنشاطها يتبقى عدد طبقات خلايا النسيج الوسطي في النصل. ويصبح المرستيم الحافي متميزاً أولاً في أطوار مختلفة طبقاً للأنواع النباتية. وفي كور العبيد xanthium، يصل منشأ الورقة إلى حوالى 0.22 مليمتراً عند منشأ النمو الحافي [348]؛

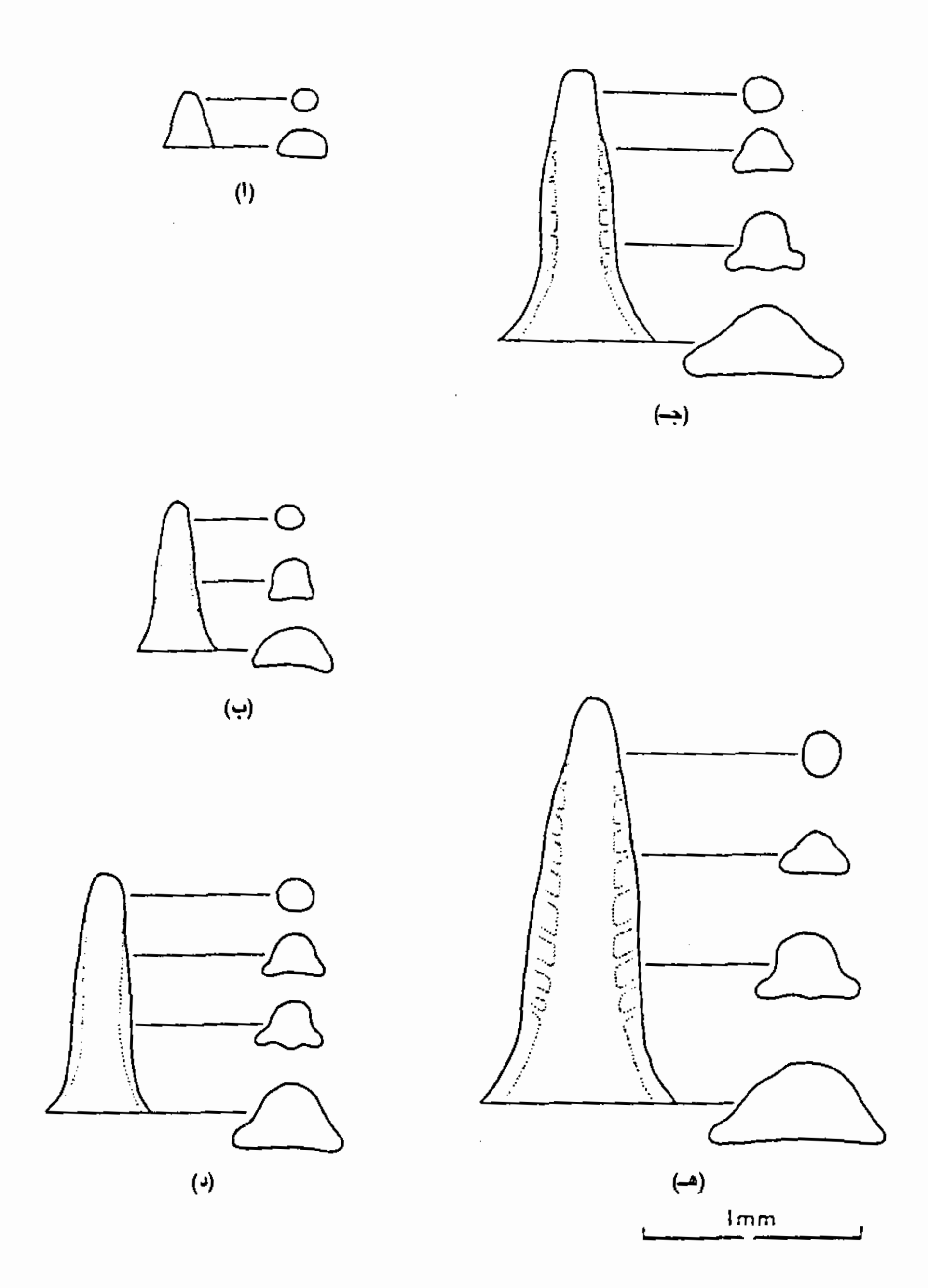


(شكل 5-7) قطاع عرضي لمنشأ الورقة لعشب alligator، قمة الغصن من اليسار لكل صورة. (أ) - (د) منشأ الورقة من قمة غصن واحدة. (أ) منشأ الورقة الثانية الأصغر، p_2 x. (ب) نفس المنشأ أكثر قرباً. (ج) منشأ الورقة الثالثة الأصغر، p_3، مع المرستيم العلوي الجيد التكوين. (د) p_4، من نفس القمة. اللحاء الأولي والخشب الأولي تمايزا في حزمة العرق الوسطي، والمرستيم اللوحي (pl) قد تكون. (هـ) متأخر p_2 من قمة مختلفة. a، قمة الغصن؛ ad، المرستيم العلوي؛ m، المرستيم الحافي؛ ph: اللحاء الأولي؛ pl المرستيم اللوحي؛ x، الخشب الأولي. (أ) - (ج) و (هـ)، 300 x؛ (d)، 150 x.

ويحتفظ المرستيم الحافي بنشاطه لفترة تصل إلى حوالى 23 يوماً [349]، وتترسخ 6 طبقات في الورقة [348]. وفي القطاعات العرضية لمنشأ الورقة الفتية تظهر المرستيمات الحافية عند حواف تنية (أو شفة) النسيج البارز من العرق الوسطي المستقبلي (شكل 5-7 و 5-8). وفي شكل 5-9 و 5-10 نمو حواف الورقة وأوعيتها في أوراق الدخان موضحة تخطيطياً كما تظهر في المنظر الطولي والقطاع العرضي على مستويات مختلفة.

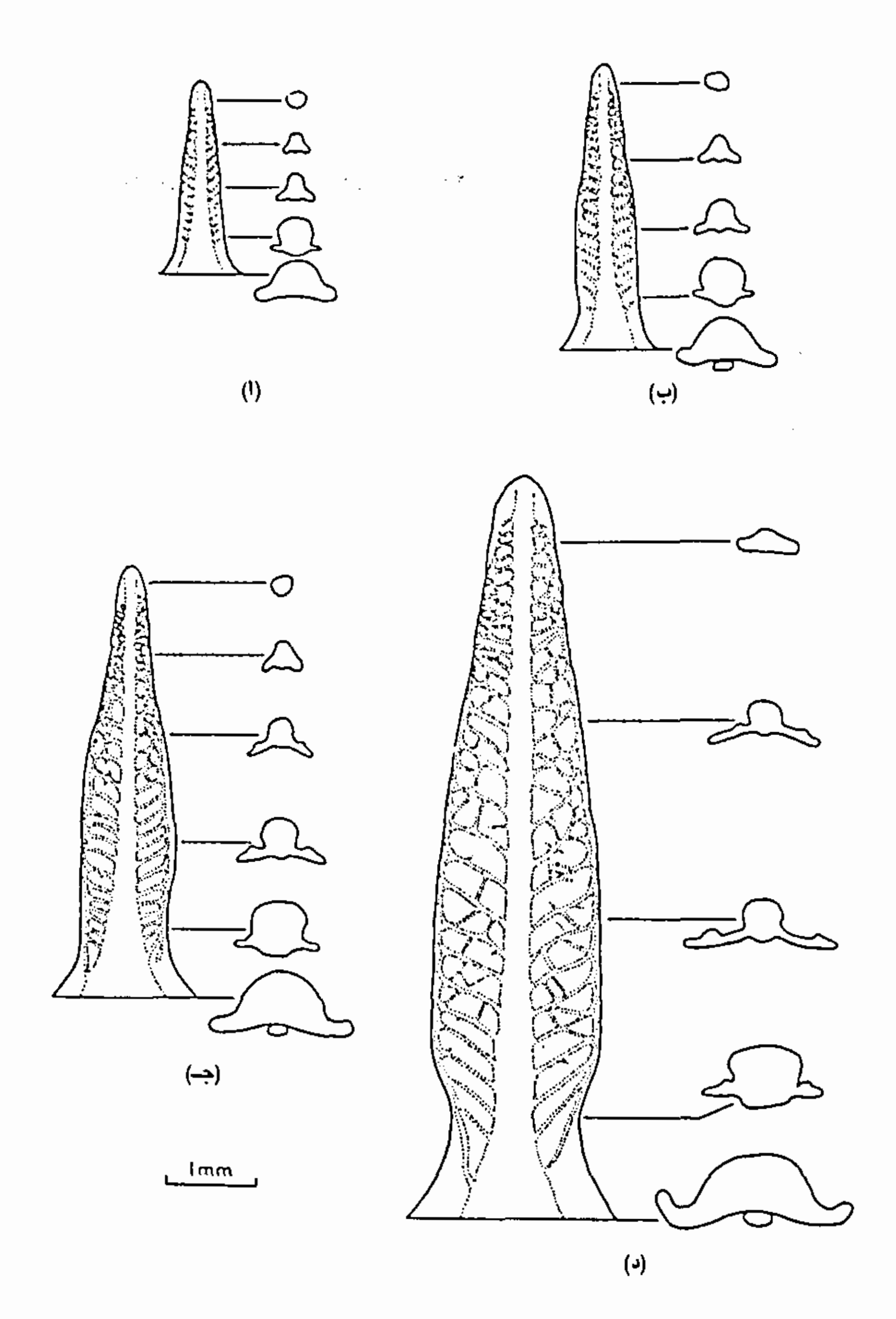


(شكل 5-8) قطاع عرضي للأوراق النامية. (أ) و (ب) قطاعات على مستويات مختلفة من p_3 لنبات alternanthera، (ب) أصبحت أكثر قرباً. 150 x. (ج) قطاع عرضي لمنشأ ورقة callitriche. نصل الورقة الطافي لنباتات الماء رقيق ويظهر تمايزاً مبكراً للنسيج العمادي (p) وكذلك العديد من الشعيرات الغدية (h). 300 x، ad، المرستيم العلوي؛ ph اللحاء pl، المرستيم اللوحي؛ x، خشب.



(شكل 5-9) مخطط القطاع العرضي والقطاع الطولي لمنشأ ورقة الدخان، في مراحل متتابعة من النمو. نمو النصل كما أشير إليه بواسطة الخطوط المنقطة؛ في (d) و (e) أمكنة العروق الرئيسية الجانبية أيضاً موضحة.

(From Avery,[20] Figs. 1 and 3-6, p.566)



(شكل 5-10) مخططات المراحل المسنة لنمو أوراق الدخان، كما في شكل 5-9. في (أ) يصل طول المنشأ إلى حوالى 2.25 مليمتر، والكامبيوم الأولي مقفول عند الطرف البعيد. في (جـ) يصل طول المنشأ إلى حوالى 5 مليمترات. نظام التعرق يمكن رؤيته في (د).

(From Avery, [20] Figs, 18-21, p.572).

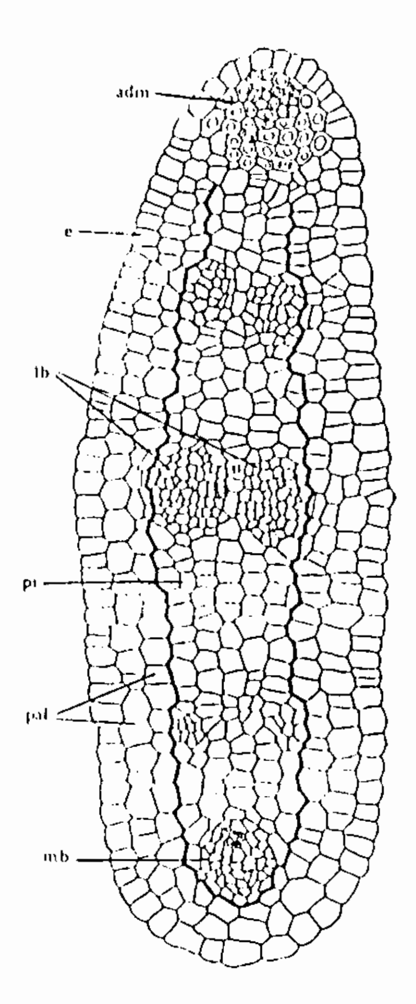
وفي بعض الأنـواع تم التحقق من البداءات الحـافية وتحت ـ الحـافية المتميـزة، التي يمكن تحضـيرها بـالرسـومات والتي تبـرز الوجهـة المستقبلية لمشتقـات هـذه الخلايا [188]. وفي الأنواع النباتية الأخرى، نجـد أن النمو الحـافي متفاوت كثيـراً ولا يمكن تفسيره بواسطة الرسم البسيط[414] ؛ وبالطبع، ربما لا يكون من المحتمـل تمييز البداءات الحافية وتحت ـ الحافية [139]. ولقد استطاع Hara [241] التعرف عـلى نوعـين رئيسيين من النمو الحافي في أوراق ذوات الفلقتين ـ الحـافي وتحت ـ الحافي ـ وقسم الأخير إلى ثلاثة أنواع تحتية، العلوي والسفلي والوسطي، طبقـاً إلى أي من الطبقات التي تعطي الكامبيوم الأولي. ولقد أوضح في تقريره، أن أوراق الأنـواع الخاصـة لا تظهر دائماً نفس النوع من النمو الحافي؛ وهذا ربما يتفاوت حتى في الفصل الواحد. وهذه الحالة تذكار بما يخص تصنيف المرستيمات القميـة للغصن التي سبق شرحها في فصـل 3؛ ومن المحتمل أنـه لا أحـد من أنـواع تنظيم النمـو ثـابت بقـدر كـاف للتصنيف لكي يكون ذا مغزى كبير.

وفي أوراق الأعشـاب النجيليـة، نجـد أن النمـو القمي والحـافي ليس عمليـة مميـزة [305]؛ وأوراق النرجس أيضـاً ليس لها نمـو حـاف مميـز [136]، ولكن في الأوراق العريضة لذوات الفلقة الواحدة لا يحدث النمو الحافي [414]. وهذا بـالطبع متـوقع من شكـل طبيعة الـورقة، عـلى سبيل المثـال، في الأجناس مثـل Hosta وبصـل الـزيـز المائي Eichhormia.

النمو العلوي للسطح (Adaxial growth)

وفي أوراق الكثـير من ذوات الفلقتـين يتكـون شريط من الخـلايـا تحت السطـح العلوي للبشرة ينقسم بريكلينياً ويساهم في سمك الورقة [188]. وهذا المـرستيم العلوي أو المجـاور للمحـور (شكـل 5-2 ب و 5-7 جـ) يقـع في الغـالب مـركـزيـاً ويسـاهم بالخصوص في النمو للعنق والعرق الوسطي. وفي بعض الأعضاء الورقية، على سبيل المثـال، في السـاق الـورقيـة للسنط [47] وورقـة البلـوطـة، ستنـاقش لاحقـاً بشيء من التفصيـل، وهذا المـرستيم العلوي نشط جـداً وينتج عنـه تكوين مـا يشبه تـركيب النصل وهو مفلطح جانبياً، بدلاً من ظهر بطني (شكل 5-11 و 5-12).

ولقد فحصت الدراسات الحديثة نمو السطـح العلوي بشيء من التفصيـل، يلقي بعض الضوء على التحكم الـوراثي لنمو الـورقة. ومـا يسمى بوحيـد السطح لأوراق البلـوطة وبعض ذوات الفلقـة الواحـدة مفلطحة جـانبياً، أي يمتـد النصل في الخط



(شكل 5-11) قطاع عرضي لعنق ورقة السفط. (الارتفـاع 1020 µm). نشاط المـرستيم العلوي (adm) يتوقف تقريباً. قمة الغصن سوف تكون ناحية قمة الصفحة، على سبيل المثال، العنق الورقي المفلطـح في الخط القطـري للغصن. e، البشرة؛ mb، الحزمـة الوعـائية المتـوسطة (أي العلـوي) للعنق الـورقي؛ lb، الحـزمـة الجانبية؛ phl، النسيج العمادي الفتي؛ pl، برنشيمة مركزية.

(From Boke, [47], Fig. 18, p.82).

القطري (شكل 5-12). وفي البلوطة تنضج قمة الورقة إلى قمة نحيلة في الطور المبكر، والنمو التالي قـاعدي وبيني [304]. وهنـاك غمد قـاعدي أو المنطقـة الورقيـة السفلية، ومنطقة الورقة العلوية تشتمل على «النصل». وأثناء تطور النمو يتركز أولاً في المنطقة العلوية للورقة، ولكن يزداد معدل الاستطالة في الورقة السفلية في ما بعد.

والنمو العلوي للسطح يصبح واضحاً أولاً عندمـا يصل طـول الورقـة من 30-40

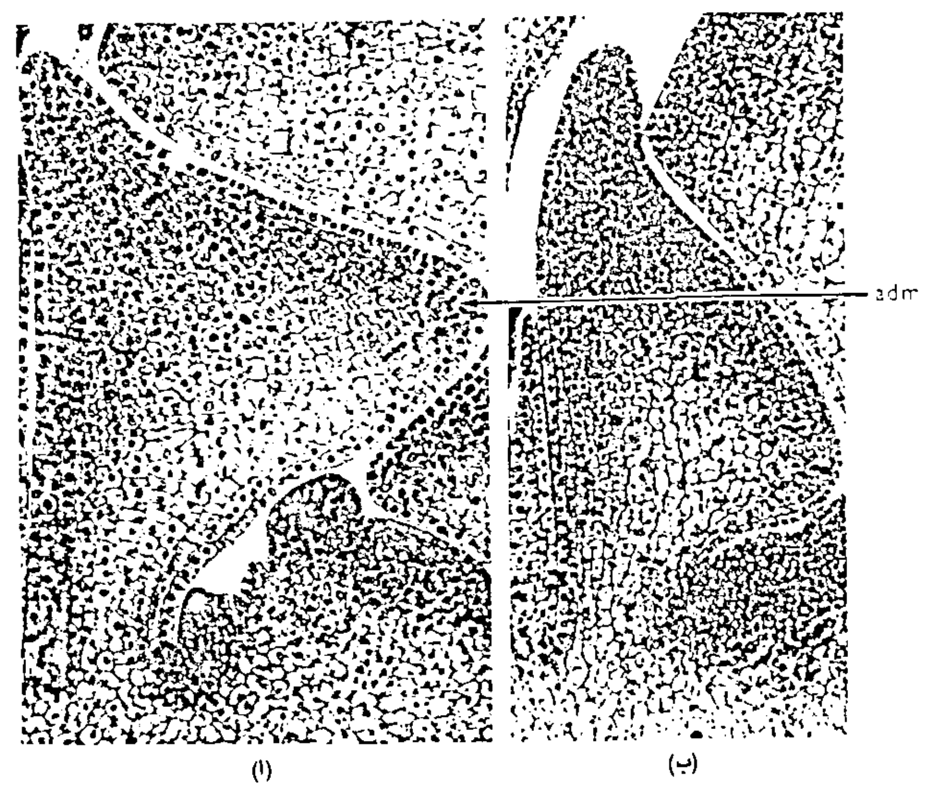


(شكل 5-12) Acorus (أ) قطاع طولي لمنشأ الورقة يصل 120 μm، يوضح النشاط الكبير للمرستيم العلوي (adm) والانقسام الحديث للخلايا عند القمة، a، 440. (ب) قطاع عرضي لمنشأ الورقة طوله 224 μm من مجموعة Wisconsin. مكان قمة الغصن ناحية قاعدة الصفحة، يمتد المنشأ في الخط القطري، نتيجة للنشاط المرستيم العلوي (adm) x 500.

(From Kaplan, [304] Figs. 36 and 49, pp.344 and 350).

ميكرومتر. والكثير من ملفات الخلايا المترصفة قطرياً تترتب بالانقسام السريع في المنطقة العلوية. وتدريجياً يبطل النشاط المرستيمي المتمركز بواسطة النمو البيني الاكثر انتشاراً. وينتج عن هذا المرستيم العلوي النشط جداً (شكل 5-12)، والمرستيمات البينية المتلاحقة على كلا الجانبين للمنطقة المركزية «العرق الوسطي الثانوي» تمدد هائل للورقة في الخط القطري، أي أنه قطري بدلاً من ظهر بطني، (الأشكال 5-12 و 5-13). وتتمايز أشرطة الكامبيوم الأولي في أزواج على كلا الجانبين من الورقة من مشتقات المرستيمات البينية في الأجنحة العلوية والسفلية للورقة.

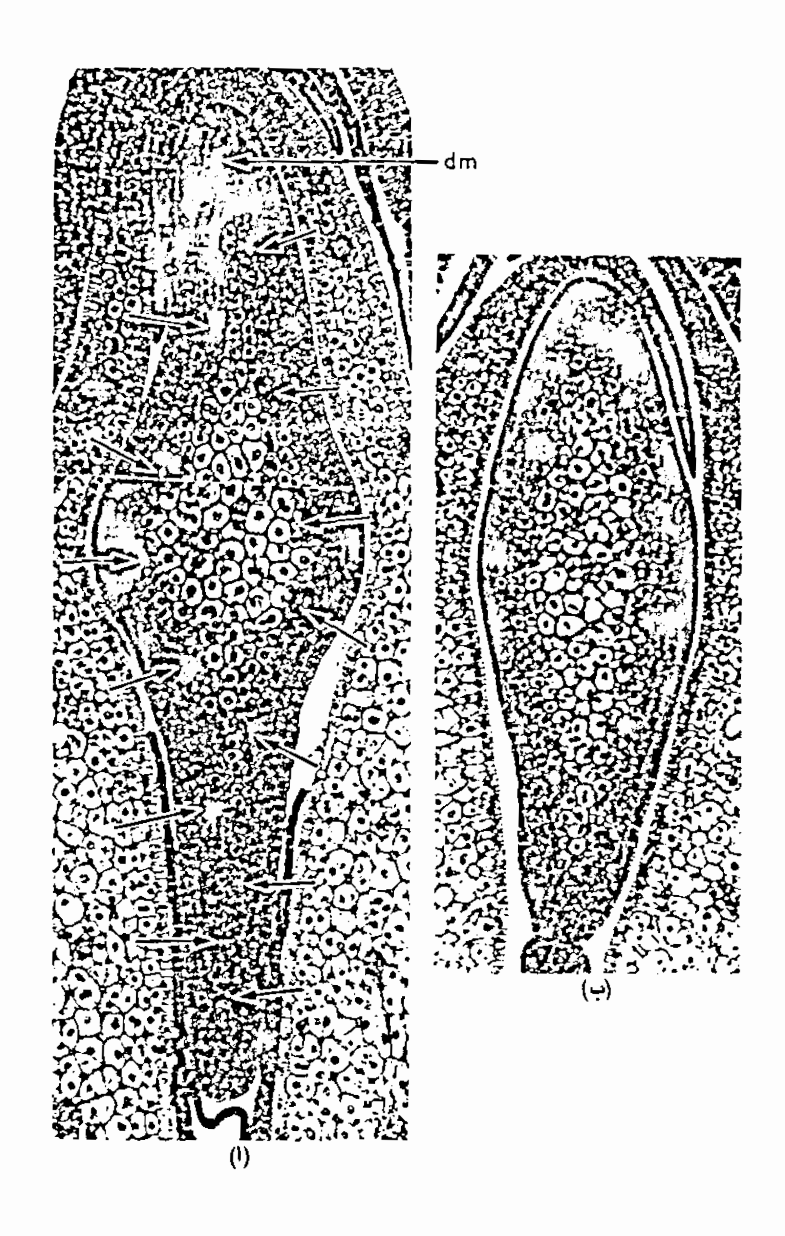
شاهد koplan [304] ملاحظات مهمة في ورقة البلوطة التي جمعها من مكان في



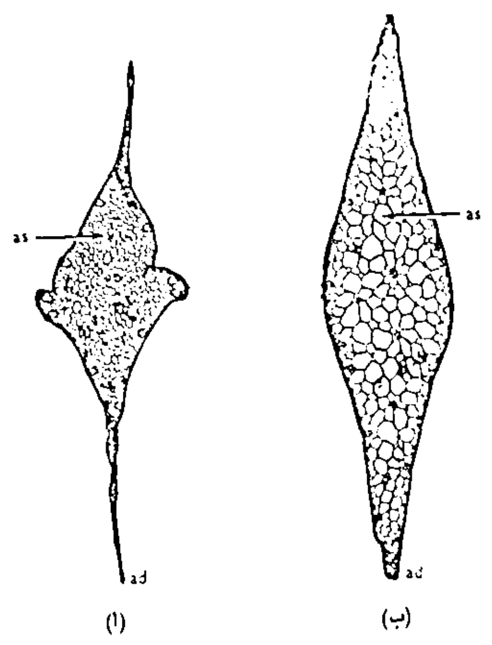
(شكل 5-13) قطاع طولي متوسط لمنشا ورقة Acorus. (ا) يصل طول المنشا 385 µm من مجموعة Wiscon sin. المرستيم العلوي (adm) اعطى النمو العلوي الواضح. (ب) طول المنشا 370 µm من مجموعة Iowa، توضح نمواً علويا اقل. كلاهما 195 x.

(From Kaplan, [304] Figs 42 and 43, p.346).

Iowa أنها تختلف نسبياً في نموها عن تلك الورقة التي جمعها من Wisconsin. والأوراق التي جمعت من Iowa تمتلك نمواً قطرياً محدوداً (قارن أ و ب في الأشكال 5-14 و 5-15). والقياسات القطرية للقطر المرسومة ضد نمو الأوراق من مجموعتين أوضحت تقدماً مميزاً في النمو النسبي (شكل 5-16 أ). وترجع هذه الفروق إلى الفروق في عدد الخلية (أي النشاط المرسيتمي) وليس إلى حجم الخلية الذي يمكن توضيحه بواسطة الرسم البياني لعدد الخلايا عبر صف قطري واحد مع طول الورقة (شكل 5-16 ب). وفي هذا التوزيع الجغرافي نجد أن فروق البداءة في نشاط المرستيم العلوي تزيد أثناء النمو الأخير وتنتج عنها فروق ملموسة في البعد القطري. ويتطابق هذا مع حدوث 6-7 أزواج من الأشرطة الوعائية في أوراق Iowa، مقارنة مع 13 زوجاً في أوراق Wisconsin من الطول نفسه (شكل 5-15).

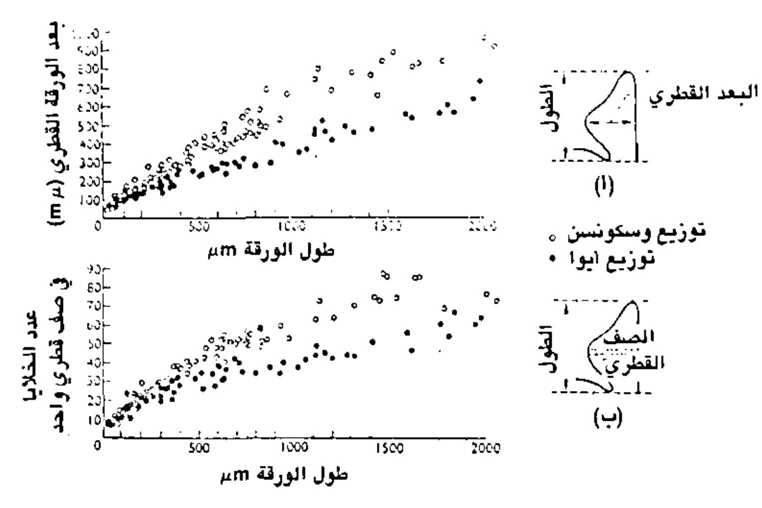


(شكل 5-14) قطاع عرضي في أوراق Acorus المتساوية الطول من مجموعات Wisconsin و Iowa. (أ) من مجموعة Wisconsin. العرق الوسطي الظهر (dmi) والعديد من أشرطة الكامبيوم الأولي (الأسهم) تمايزت. نشاط المرستيم اللوحي يمتد بالورقة في الخط القطري. (ب) من مجموعة Iowa. تحد منطقة النسيج الناضج من تشابه ورقة Wisconsin. حزم أشرطة الكامبيوم الأولي تمايزت. قارن شكل 5-15 كلاهما x 165.
(From Kaplan,[304] Figs. 41 and 52, p.350)



(شكل 5-15) قطاع عرضي للأوراق الناضجة لنبات Acorus من (أ) Wisconsin، و (ب) مجموعة Iowa. فراغات هوائية واضحة. (as) موجودة. ad المكان العلوي. لاحظ الفرق في شكل ونضج الأوراق. قارن شكل 5-14 كلاهما x 6.

(From Kaplan,[304] Figs. 53 and 54, p.350)



(شكل 5-16) العلاقة بين البعد القطري، عدد الخلية وطول الورقة، إلى حوالى 200 μ m (2 مليميتر) في الطول من Wisconsin ومجموعة Iowa لنبات Acorus. في (ب) العلاقة بين عدد الخلية في صف قطري واحد وطول الورقة مبيناً.

(From Kaplan,[304] Fig. 62, p.356)

وفي أوراق Iowa ، لا يوجد نشاط مرستيمي سطحي فقط (شكل 5-13 أ و ب) ولكن يوجد نمو قمي مبكر وأكثر تمدداً للورقة مقارنة بأوراق Wisconsin.

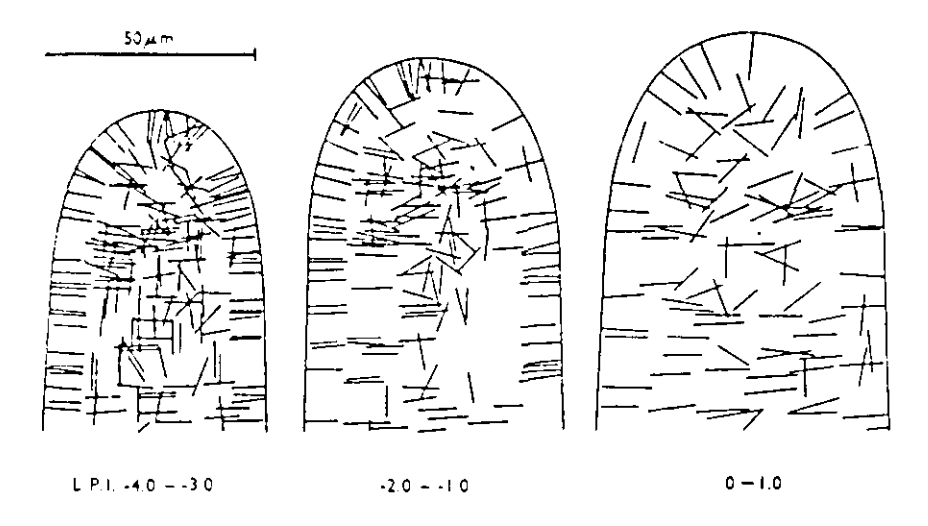
ويظهر أن هناك تفاعلا بين القطر ومكونات قمة النمو أثناء النمو المبكر لورقة البلوطة. إلا أن الدراسة اللاحقة مطلوبة، وتقترح الأدلة الحاضرة أن الفروق المبكرة في تطور المسارات بين الأوراق التي تجمع من مركزين محددين وراثياً أكثر من العوامل الناتجة في البيئة.

ولقد تركت دراسات Kaplan [304] على نبات البلوطة و Boke [47] على نبات السنط بعض الشك في أن ورقة البلوطة والساق الورقية للسنط أعضاء متجانسة. وفي نباتي السنط والبلوطة، نجد أن النمو الحافي قد انخفض لصالح نشاط المرستيم السطحي، الناتج عن امتداد العضو الورقي في الخط الوسطي. وفي البلوطة يستمر التمدد القطري على كلا الحافتين وهو مزدوج الاتجاه، على النقيض من الاتجاه الأحادي للنمو القطري في السنط. وعند مقارنة أوراق البلوطة مع الأوراق الأخرى للعائلة القلقاسية يشاهد أن النشاط المرستيمي للسطح العلوي والسفلي تشكل في البلوطة وهو معبر عنه قليلا فقط في أشكال الورقة الظهر بطني التقليدي في العائلة [304].

تكوين طبقات الخلية: المرستيم اللوحي
(Formation of cell layers: plate meristem)

ونتيجة لنشاط المرستيمات الحافية يترسخ بعض أعداد طبقات خلايا النسيج الوسطي في النصل في الطور المبكر من النمو (شكل 5-7). وتنقسم هذه الخلايا احديدابيا ويمتد النصل جانبياً (الاشكال 5-7 و 5-8). وتنقسم كل خلية لتعطي لوحاً صغيراً من الخلايا، والنصل كله يقوم بوظائف ما يسمى المرستيم اللوحي (شكل 5-2). وهذا في الغالب يساهم في النمو الجانبي للورقة بدلاً من تغليظها، ولكن في كور العبيد تحدث بعض الانقسامات البريكلينية وتكون طبقات إضافية. وتشير هذه التجارب النباتية باستعمال المواد المشعة إلى أن المرستيم اللوحي نشط لمدة 3 أيام بعد توقف النمو الحافي، ولكن كلاالمرستيمين نشط لمدة 23 يوماً [340] تقريباً. ولقد لوحظت فروق قليلة بين وظائف المرستيمات اللوحية والمرستيمات الحافية.

وتحليل الانقسامات الخلوية الحديثة عند حافة نصل أوراق كور العبيد في ثلاثة أطوار من النمو (شكل 5-17) أوضحت أن الانقسامات السائدة في منشأ البشرة (أو البشرة الأولية) احديدابية، أي بزاوية قائمة على السطح. وفي المنطقة الامامية للورقة داخلياً في قطر يصل إلى حوالى أربع خلايا من الحافة يمكن اعتبارها كجزء من



(شكل 5-17) رسم تخطيطي يوضح توجيه صفائح الخلية في القطاعات العرضية العديدة. حواف كور العبيد، في ثلاث مراحل ممثلة بواسطة بلاستوكرون الورقة (Lp1). السطح العلوي إلى اليسار.
(From Maksymowych and Erichson, [348], Fig.5, p.455).

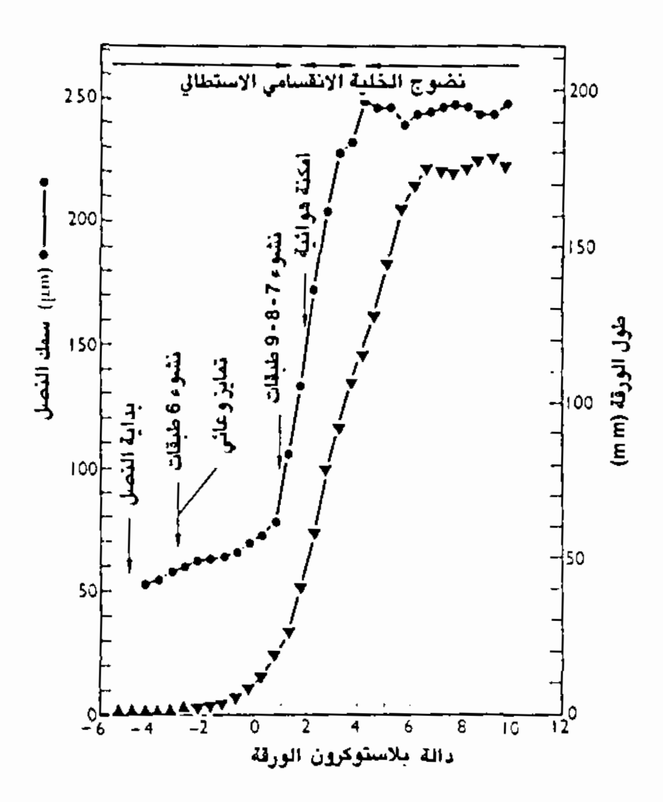
المرستيم الحافي، والخلايا المزاحة عن القمة تعتبر كمرستيم لوحي. والانقسامات السائدة في كلتا المنطقتين عند الزاوية القائمة بالنسبة للخط الأفقي تتطابق مع النمو الجانبي للنصل [348].

وفي الغالب يتمايز النسيج العمادي تدريجياً من الطبقة العلوية للنسيج الوسطي المتكون بواسطة المرستيم الحافي، والنسيج الاسفنجي من طبقة السطح السفلي وفي بعض الأحيان أجزاء من الطبقة الوسطى، والكامبيوم الأولي من العروق من الطبقة (أو الطبقات) الوسطى. وكما سبق ذكره، نجد أن الطبقة التي تعطي الكامبيوم الأولي متفاوتة [241].

وفي شكل 5-18 ترسيخ وتمايز الأنسجة المختلفة في الورقة النامية لكور العبيد له علاقة بطول الورقة وسمك النصل. ومن الواضح أن معظم طبقات النسيج تتكون قبل ارتفاع الورقة الفتية.

نمو أو تطور الأوراق المركبة
(Development of compound leaves)

وفي الأوراق الريشية، يتكون منشأ الوريقات حافياً إما في تعاقب قاعدي أو في تعاقب قمي، أو تبدأ مركزياً تقريباً وتتمايز قمياً وقاعدياً. وتتبع كل وريقة منهج نمو



(شكل 5-18) رسم بياني يوضح مراحل النمو، كما هي ممثلة بواسطة التغير في دالة بلاستوكرون الورقة (L.P.I.)، والذي تحدث فيه العملية المشار اليها في أوراق كور العبيد.
(From Maksymowych and Erickson, [348] Fig. p.455)

مشابهاً لكامل الورقة، أي تمتلك القمة، نمواً بينياً وحافياً. وفي الأوراق المركبة التي من هذا النوع نجد أن النمو الحافي من الضروري أن يكون متقطعاً، وتنمو المناطق المتمركزة كوريقات أو فقط كفصوص، وتمر الأماكن المتداخلة بنمو قليل (في حالة الأوراق المفصصة) أو لا تمر. وهذا النمط من النمو يمكن تحويره تجريبياً كما أشير في القسم الأخير من هذا الفصل.

وتطور الورقة المفصصة لنبات القنطريون (أو المرار) Centaurea solstilialis موضح في شكل 5-19. ويظهر منشأ الأوراق المفصصة أولاً كنموات لحافة منشأ الورقة الفتية؛ وفي هذه الأنواع تعتبر المشاهدة الأولى في المنشأ السابق من القمة، P_7 (شكل 5-19 ب). وتتكون الفصوص قاعدياً، ويمتلك المنشأ المسن عدداً كبيراً من منشأ الفص (شكل 5-19 د ـ و). وتطور فص الورقة من هذا النوع هو نتيجة للتمايز النشط لحافة الورقة، وتظهر بعض المناطق (الفصوص المستقبلية) نشاطاً

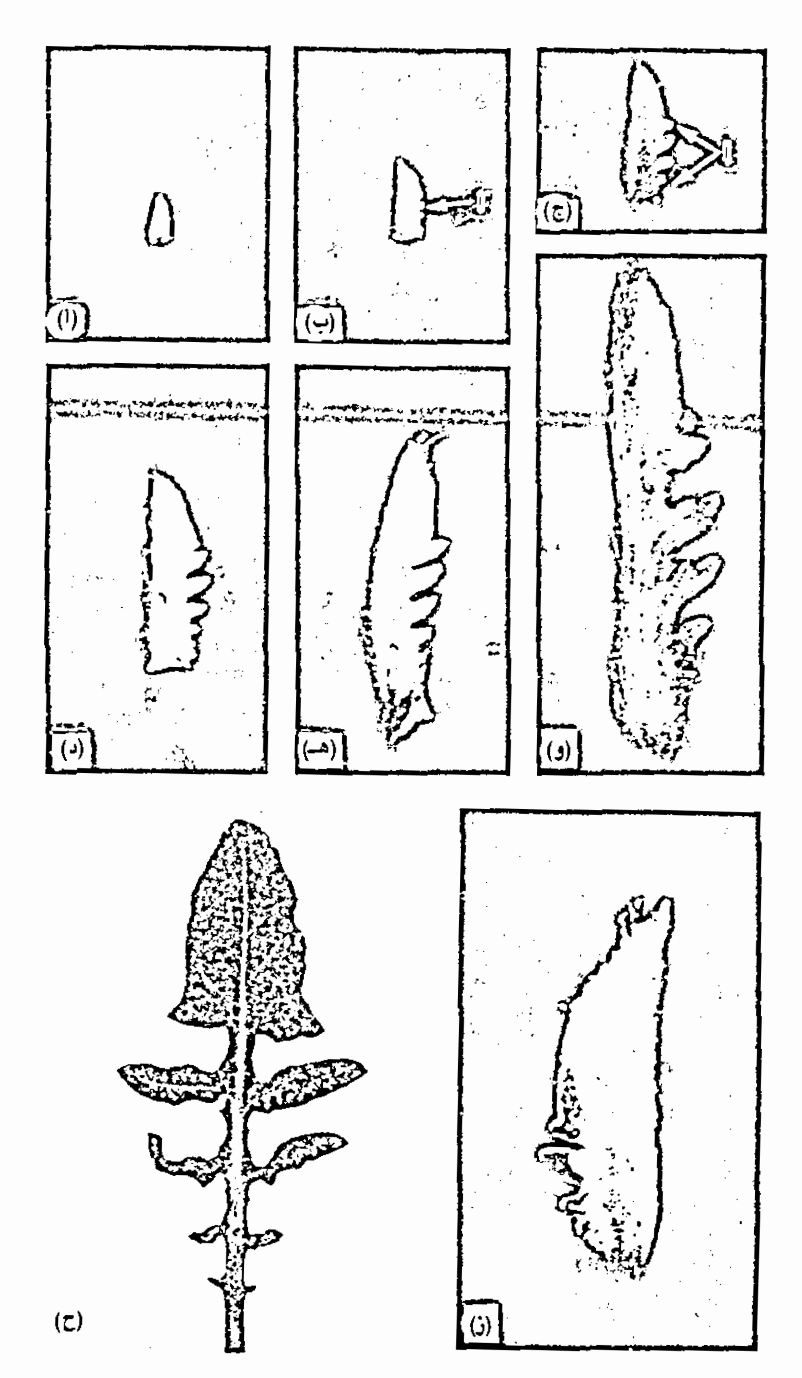
مرستيمياً شائلاً، بينما في المناطق الأخرى (جيوب المستقبل أو المناطق التي بين الفصوص) يوجد القليل أو لا يوجد. ويتزامن نسيج الكامبيوم الأولي مع تطور الفصوص. ونمو الورقة الكامل موضح في شكل 5-19 ح.

انقسام الخلية وتمددها (Cell Division and Expansion)

ويشتمل نمو الورقة الفتية على انقسام الخلية وتوسعها. ويستمر انقسام الخلية خلال جزء كبير من حياة الورقة، يصل إلى أكثر من نصف النمو أو ثلاثة أرباعه، طبقاً للأنواع [498]. وفي الترمس، يتكون حوالى 90% من الخلايا في الورقة قبل ظهور البرعم [498]؛ وفي نصل ورقة الدخان يصل هذا الرقم إلى حوالى 62% [239]. وفي هذه المرحلة يصل نصل الورقة فقط إلى حوالى 28% من حجمه النهائي، مما يشير إلى أن امتداد الخلية سوف يلعب دوراً مهماً بعد ظهوره. بسبب حوالى 99% من خلايا النسيج العمادي في هذا النوع من النبات ينتج بعد ظهور الورقة من البرعم، وبسبب إطالة انقسام الخلية دورة واحدة أكثر سوف يكون لها تأثير كبير على الحجم النهائي للورقة بعد تكون العدد الضروري من الخلايا، وفي بعض الأحيان يظهر أن الحالات التي تأخذ مجراها بعد ظهور الورقة هي أكثر أهمية من ناحية تأثيرها على حجم الورقة من تلك الحالات التي تحدث قبل ظهورها [239]. ويتضح أن الحالات التي تحدث قبل الظهور من المحتمل أن تكون متساوية في الأهمية، حيث إنه أثناء هذا الطور يتم التوصل إلى بعض من العدد الأساسي للخلايا، وفي الأنواع الأخرى، بالطبع، نجد أن معدل الانقسام قبل انبساط الورقة يعتبر عاملاً مهماً [363]. والظهور غير الناضج، أو التمدد للورقة ينتج عنه تكوين أوراق صغيرة الحجم، كما في الكثير من البادرات. وهذه المسائل لها أهمية عملية كبيرة، حيث إن الكثير من المحاصيل يعتمد على المساحة الإجمالية للورقة التي يحرزها النبات. ويمكن التحكم في معدل نمو الورقة بواسطة الأوراق المسنة، كما في الموز [31].

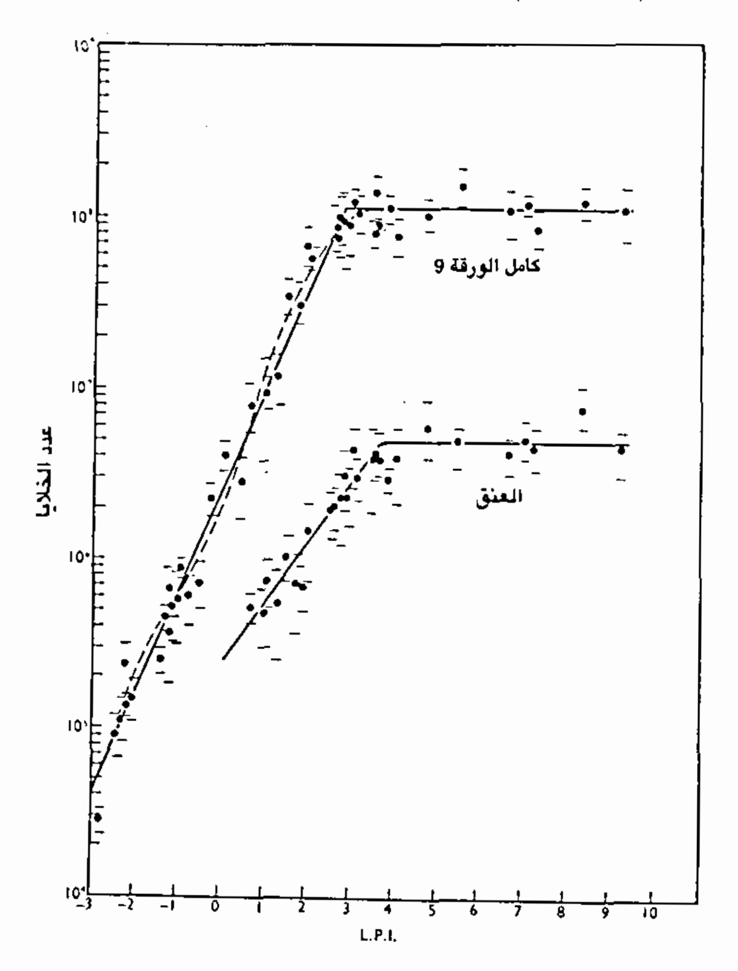
يتضاعف عدد الخلايا أثناء نمو الورقة عدة مرات. وفي النمو المبكر لورقة الدخان نجد أن الزمن المطلوب لتضاعف عدد الخلايا 0.4 يوم [239] فقط؛ وفي كور العبيد يصل زمن تجديد الخلايا إلى حوالى 2.2 يوم [345]. وأثناء تكوين ورقة الترمس يشمل التجديد على 13 أو 14 خلية، مقارنة بعباد الشمس 11 و 12 [498] و 27 في كور العبيد [345]. وهكذا يوجد توزيع جيد من التفاوت في الأنواع المختلفة.

وفي تحليل جيد لنمو ورقة النقل Trifolium repens، لاحظ Denne [139] إن معدل النمو النسبي أعلى عندما يقاس أولاً بعد بدء الورقة، ثم ينخفض بعد ذلك. وفي الدخان، أيضاً ينخفض معدل النمو [239].



(شكل 5-19) نمو منشأ ورقة centaurea. (أ) ـ (و) المنشأ P_{11}-p_6 من قمة غصن واحدة ترى جانبياً، توضح نمو الفصوص في النصل، الظهور الأولي في P_7. 10 x (ز) المنشأ في قمة أخرى. 100 x. (ح) ورقة صغيرة ناضجة ترى من أعلى. 1x. L، الفصوص.

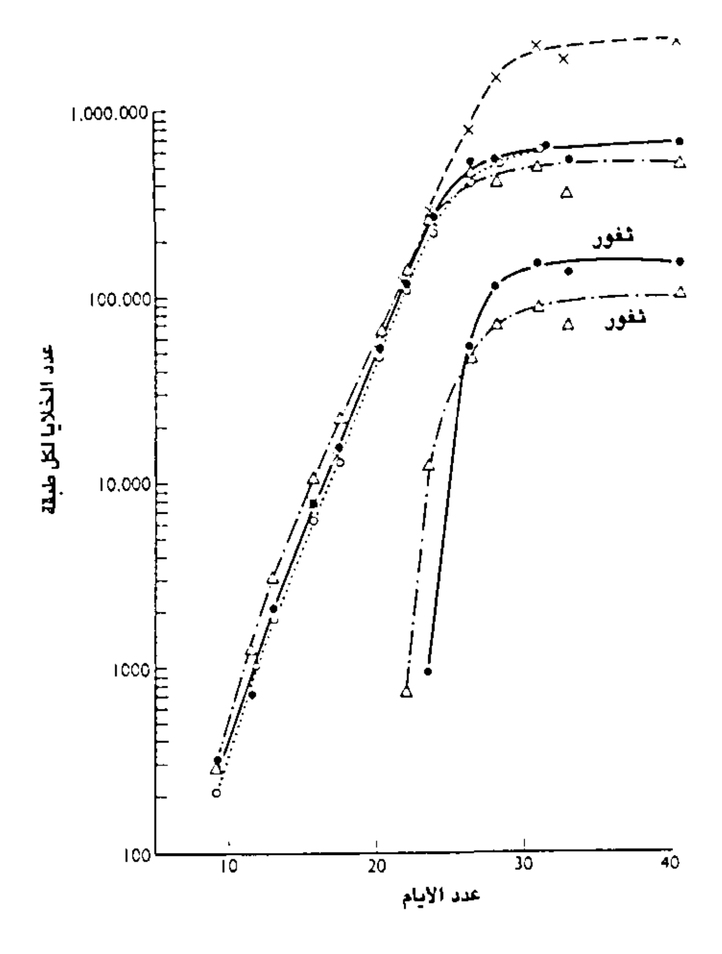
وباستعمال غصن كور العبيد، استنتج Erickson وMichellini قياس النمو، مؤشر (أو دلالة) البلاستوكرون plastochrone index. ويعمل البلاستوكرون كوحدة لقياس النمو، وأن المؤشر له علاقة طولية مع الزمن. ومؤشر بلاستوكرون الورقة (L.P.I ـ م.ب.ق) لورقة كور العبيد 10 مليمترات طول هو صفر، وأن منشأ الورقة الأقصر من 10 مليمترات يمتلك دلالة بلاستوكرونية سالبة، وأن الأوراق التي لها منشأ أطول من 10 مليمترات لها دلالة بلاستوكرونية موجبة. أثناء الأطوار المبكرة من نمو ورقة كور العبيد، وهي من إحدى أوراق نباتات الفلقتين التي درست على نحو تام، ويزداد عدد الخلايا أسيا (شكل 5-20). وعندما تصل دلالة البلاستوكرون إلى حوالى 3.0



(شكل 5-20) عدد الخلايا في الورقة الكاملة وفي عنق الورقة 9 لكور العبيد (رقمت حسب ترتيب الظهور على الغصن) في المراحل المختلفة في نموها، كما هي ممثلة بواسطة دالة بلاستوكرون الورقة.
(From Maksym owych, [346] Fig.1, p.896). (L.P.I.)

(مساو لطول الورقة 76 مليمترا) يتساوى المنحنى، مما يشير إلى أن خلايا النصل قد توقفت عن الانقسام. ومن المهم ملاحظته انه ليست كل مناطق أنسجة الورقة الفتية تنمو وفق المعدل نفسه. على سبيل المثال، في كور العبيد يتوقف النصل عن النمو عند حوالى 1.5 بلاستوكرون (.6.6 C يوم) قبل العنق، وكما في الانواع الأخرى، تتوقف قمة الورقة عن الانقسام الخلوي والنمو وتصبح ناضجة حوالى 2 بلاستوكرون (.8.8 C يوم) مباشرة مقارنة بالجزء القاعدي. [345] و [346] وفي داخل النصل نفسه، نجد أن النمو المتفاوت للأنسجة غير الناضجة ليس منتظماً، وخاصة تمدد الخلية، إلا أن دراسات التايميدين ـ ^3H أوضحت أيضاً الترقيم التبايني، مما يقترح بأن تركيب DNA، والانقسام الفتيلي، يحدثان بمعدلات مختلفة. وهكذا نجد أن نمو الأوراق الفتية لكور العبيد المضاف إليها التايمدين ـ ^3H وأن التصوير الشعاعي الذاتي النسيجي أوضح، ما هو متوقع، بأن كمية تركيب DNA تتناقص مع عمر الورقة. وفي خلايا طبقة النسيج العمادي، تركيب DNA ثابت بين م. ب. ق ـ 0.56 و 0.94 (يتطابق مع الأطوال التي تصل إلى حوالى 7.0 و 22.5 مليمترا)، ولكن أقل في الأنسجة الأخرى؛ بين م. ب. ق 0.94 و 2.2 (22.5 C - 55.0 مليمترا في الطول) ولا توجد زيادة، والفرق في كمية تركيب DNA بين خلايا النسيج العمادي وخلايا أنسجة الورقة الأخرى له مغزى عال. ويستمر التركيب أطول (على الأقل بلاستوكرون واحدة) وعند معدل عالي الأهمية في طبقة النسيج العمادي مقارنة بخلايا البشرة وخلايا النسيج المتوسط [347]. وعلى العموم يستمر الانقسام الخلوي عادة أطول من النسيج العمادي من مكان أخر في الورقة. وفي النصل، يتوقف انقسام الخلية أولاً في البشرة السفلى، ثم بعد ذلك البشرة العليا والنسيج الوسطي وأخيراً في طبقة النسيج العمادي (شكل 5-21) [139].

وأثناء نمو الورقة تتوسع الخلايا كثيراً؛ على سبيل المثال، في الترمس يزداد حجم الخلية 40 مرة، وفي عباد الشمس يزداد 90 مرة، لفترة من الزمن [498]. وفي كور العبيد يحدث المعدل السريع لتمدد الخلية عندما يصل طول الورقة إلى حوالى 44 مليمترا، وعندما يتوقف انقسام الخلية [348]. وغالبية خلايا البشرة تستمر في التوسع لفترة بعد أن تصل خلايا النسيج الوسطي حجمها النهائي. وربما توجد معدلات متباينية وفترة تمدد الخلية في أحجام مختلفة. وفي كور العبيد يزداد حجم خلايا النسيج العمادي 11 مرة أثناء النمو، بينما تمر خلايا البشرة العليا بزيادة تصل إلى 29 مرة [346]. وفي هذه الدراسة الكلاسيكية لتطور ورقة الدخان، أشار Avery [20] إلى أن خلايا البشرة تستمر في التوسع بعد أن تتوقف خلايا الوسط والنسيج الوسطي السفلي عن التمدد. ونتيجة للقوى الواقعة، تنجذب خلايا النسيج الوسطي وتتمزق،



(شكل 5-21) متوسط عدد الخلية لكل طبقة في الوريقات النامية للنقل. كل النقاط تمثل متوسطا على الاقل 3 وريقات. عدد الثغور ليست مشمولة في عدد خلايا البشرة ولكنها موضحة منفصلة ⟵⟶، البشرة العليا x...x، النسي العمادي 0...0 النسيج الوسطي △...△، البشرة السفلى.

(From Denne, [139], Fig.3a, p.206. (c) 1966 by the University of Chicago, all rights reserved).

وينتج عن ذلك تفرغ الخلايا ومسافات بينخلوية عديدة تشتمل على النسيج الإسفنجي. ويتعرض قدر كبير من خلايا البشرة السفلى إلى جذب متبادل يشوه الجدر الاحديدابية حيث تظهر متعرجة. وربما يتمزق النسيج العمادي قليلاً أيضاً، وبالتالي يؤدي ضغطه إلى تموج اقل وضوحاً من الجدر الجانبية للبشرة العليا.

وبعض الأوراق، وخاصة أوراق المونستيرا Monstera والنبات المائي Aponogeton، لها ثقوب في النصل. وتتطور هذه الثقوب بواسطة نخر قطع النسيج

أثناء التطور العرقي للورقة. وفي المونستيرا، أزواج البقع بينها مسافات متساوية داخل النسيج تحد بواسطة كل زوج من العروق الجانبية، والمسافات بين أزواج بقع النخر ثابتة، ولقد اقترح[357] أن توزيعها المنتظم يمكن أن يفسر بالنسبة لنظرية التفاعل ـ المنتشر للتكون التشكلي لـ Turings.

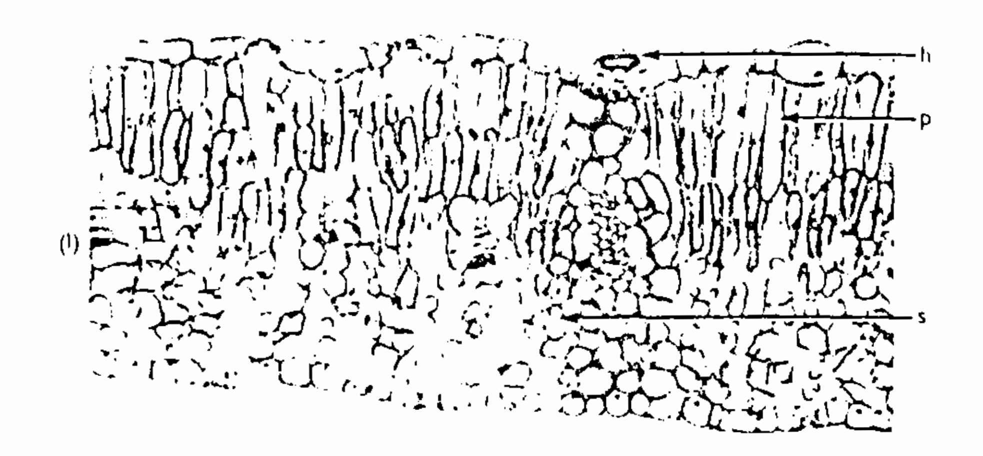
والمعدلات المتباينة وفترات انقسام الخلية وتمدد الخلية مهمة جداً في التأثير على تركيب الورقة، العضو المتخصص للبناء الضوئي والمهم في تصنيع الغذاء. وبناء على ذلك فإن المعلومات قليلة عن تحكم مظاهر النمو في الورقة، وكما هي معقدة.

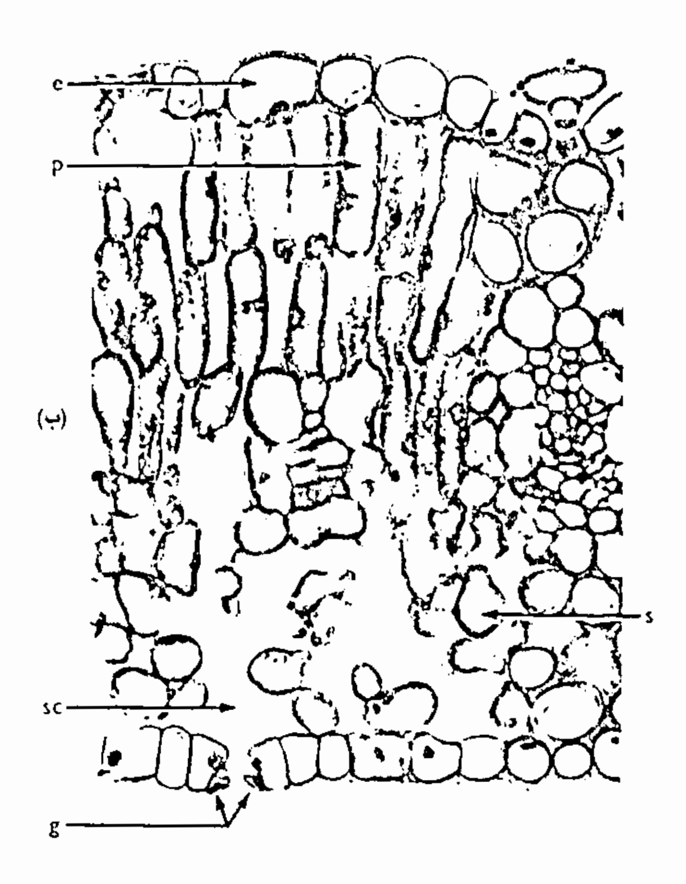
تركيب الورقة الناضجة (Structure of the Mature Leaf)

وعند النضج تتكون الورقة الخضرية الظهـربطنية الممثلة لذوات الفلقتين والتي توجد في البيئة المعتدلة من بشرة علوية وسفلية ونسيج أساسي (النسيج الوسطي أو الميزوفيل)، الذي يكون منطقة البناء الضوئي، والنسيج الوعائي، مكون العروق. ويمكن رؤية هذه الأنسجة في القطاع العرضي، من القمة إلى القاعدة، والبشرة العلوية (الجانب المجاور للمحور)، هي منطقة الخلايا البرنشيمية التي تمتد في الخط العرضي للورقة وتحتوي على بلاستيدات خضراء عديدة، النسيج العمادي، ثم بعد ذلك منطقة من الخلايا غير منتظمة الشكل وبلاستيدات خضراء متباعدة والعديد من المسافات البينخلوية الواضحة، النسيج الوسطي الإسفنجي، والبشرة السفلى (أو البعيدة عن المحور) (شكل 5-22). وتوجد الأشرطة الوعائية في المنطقة المركزية للورقة، متجهة بطريقة ما بحيث يصبح اللحاء بعيداً عن المحور والخشب مجاوراً للمحور؛ وهذا التوجيه هو نتيجة استمرارية النسيج الوعائي بين الورقة والساق.

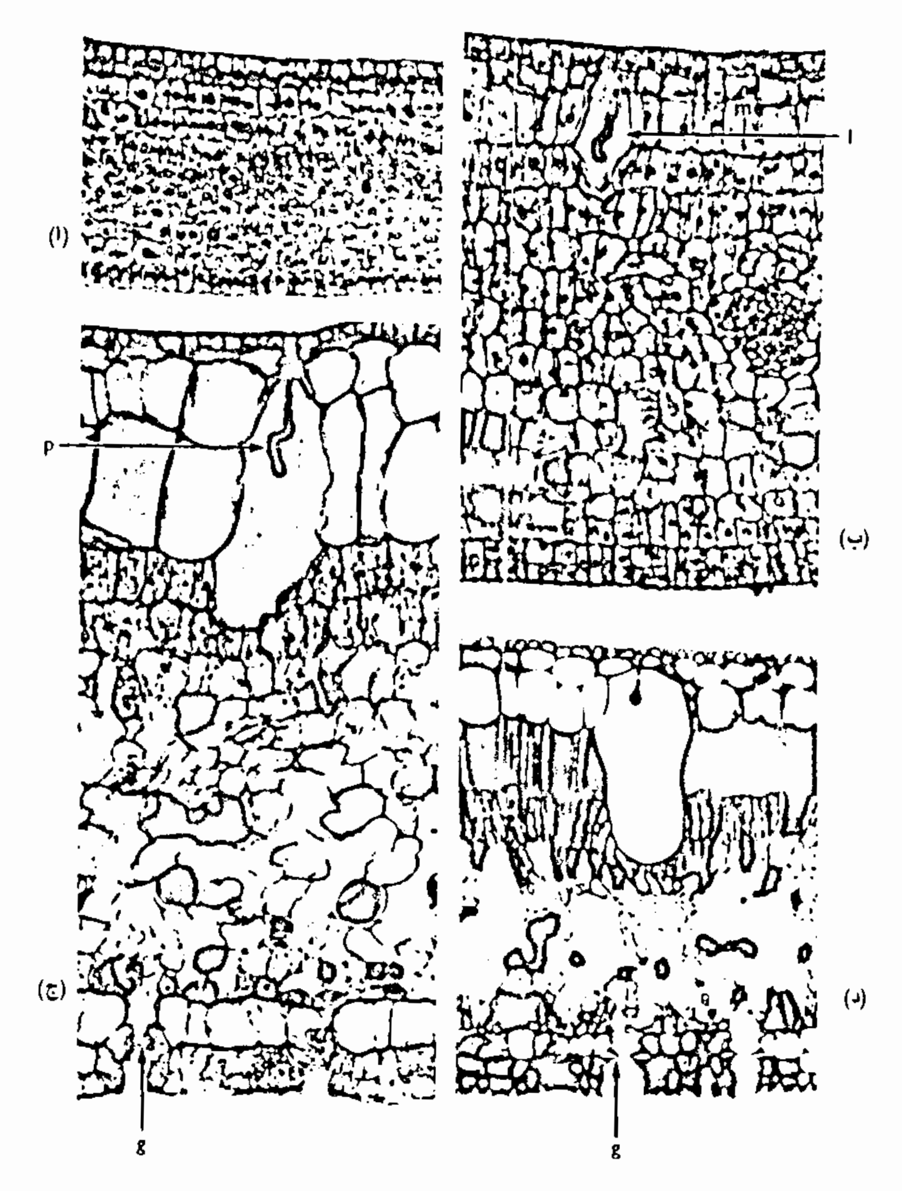
البشرة (Epidermis)

وغالبا توجد طبقة واحدة من خلايا البشرة، ولكن أوراق بعض النباتات لها بشرة مضاعفة، مثل التين البنغالي والدفلة والفلفل (الأشكال 5-23 و 5-25). وفي مثل تلك الأوراق ينقسم منشأ البشرة بريكلينيا ليعطي طبقتين إضافيتين (شكل 5-23 أ ـ حـ). ويتفاوت عدد طبقات الخلايا من 2 إلى حوالى 16، طبقة للأنواع النباتية؛ ومن المحتمل أن تحمي الطبقات المتضاعفة النسيج الوسطي من الجفاف غير المناسب. والبشرة العلوية ربما لها طبقات أكثر من البشرة السفلية للورقة نفسها. وعندما تتكون البشرة السفلية من طبقات عديدة، يوجد في الغالب عدد هائل من التجاويف تحت ـ الثغرية، مكونة فراغاً بين الخلايا الحارسة ونسيج البناء الضوئي السفلي



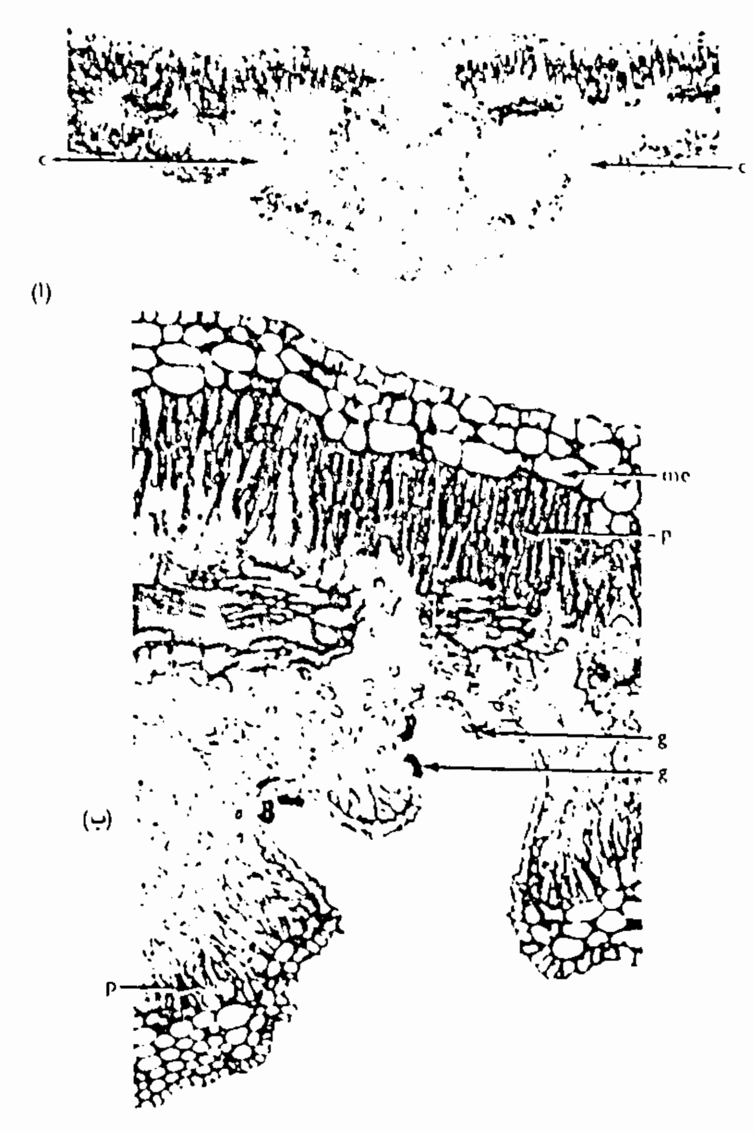


(شكـل 5-22) قطاع عـرضي للظهربطني لـورقة Syringa. (أ) isox. (ب) x 300. e البشرة العليـا؛ g، الخلايا الأساسية للثغر في البشرة السفلى؛ h، الشعيرة الغدية؛ p، النسيج العمـادي؛ s، النسيج الإسفنجي؛ sc، غرفة تحت ثغرية.

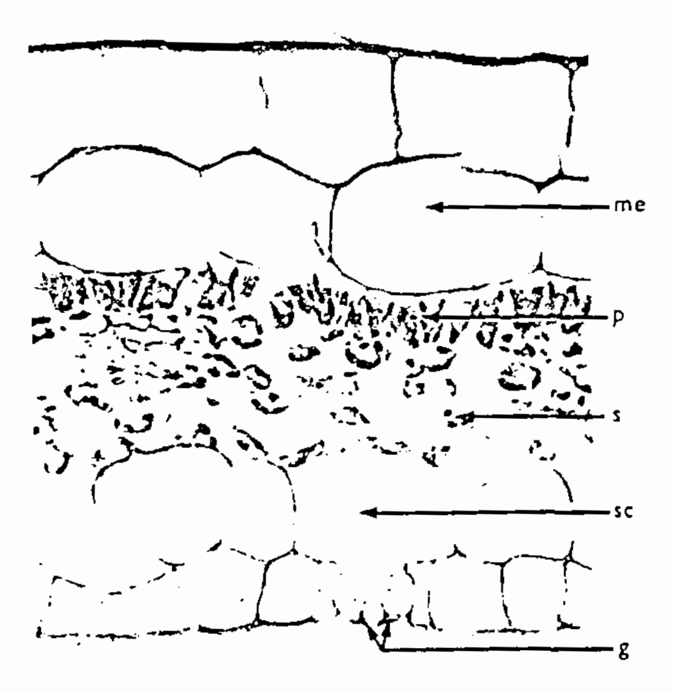


(شكل 5-23) قطاع عرضي لورقة التين البنغالي في المراحل المختلفة للنمو. (أ) ورقة فتية والتي فيها منشأ البشرة لم ينقسم ليعطي بشرة عديدة. x 300. (ب) ورقة مسنة قليلاً، والتي فيها خلايا البشرة العليا والسفلى انقسمت بريكلينيا لتعطي طبقات عديدة من الخلايا. وأكياس الحويصلة، لم تنقسم x 300. (ج) المرحلة المسنة، والتي فيها تمايزت الخلايا الحارسة الغائرة في البشرة السفلية. توجد طبقتان واضحتان من النسيج العمادي النامي. وتد مادة الجدار (p) في كيس الحويصلة الذي تتكون فيه حويصلة كربونات الكالسيوم؛ والحويصلة نفسها تحللت تماماً من تحضير القطاع. x 300. (د) الورقة الناضجة، توضح المكان الغائر للخلايا الحارسة. 150x. 9، الخلايا الحارسة؛ 1، كيس الحويصلة؛ me، تضاعف البشرة؛ p، وتد جدار الخلية.

(شكل 5-25). وفي ورقة الدفلة، نجد أن الثغور مقصورة على انبعاج السطح السفلي، وفي الثغور الخفية؛ نجد أن مناطقها تحتوي على طبقة واحـدة فقط من البشرة (شكل 5-24). وربما توجد الثغور عـلى كلا الجـانبين من الـورقة، أو فقط في جـانب واحد،



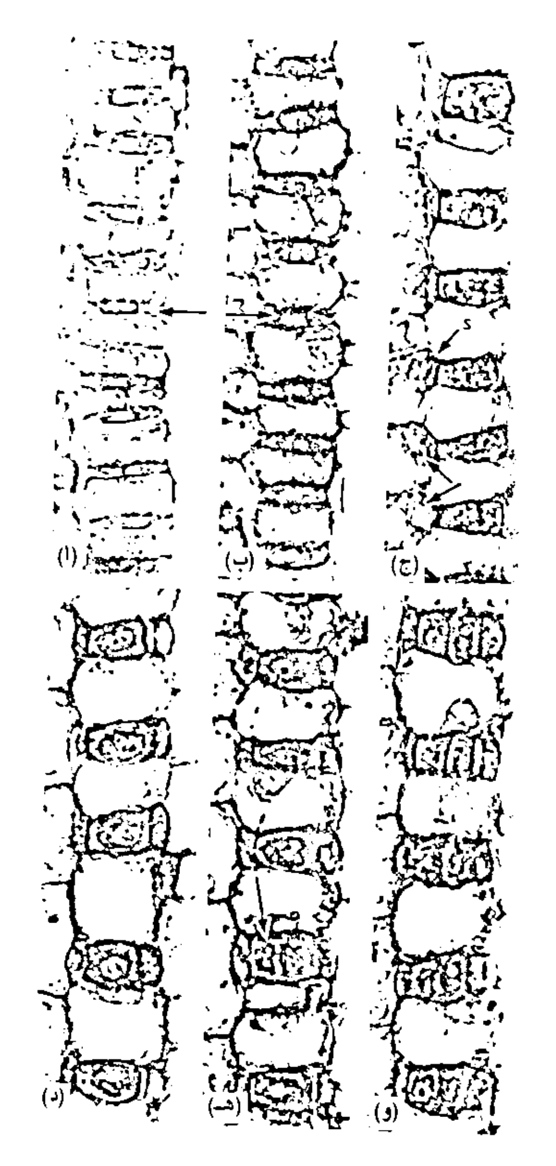
(شكل 5-24) قطاع عرضي لورقة الدفلة. (أ) جزء من منطقة العرق الوسطي للورقة المتساوية الجانبين. x 40. (ب) جزء من النصل في منطقة القبو الثغري، توضح الخلايا الحارسـة العاليـة (g) مقصورة عـلى هذه المناطق. x 300. c، القبوات الثغرية؛ g، خلايا حارسة؛ me، بشرة متضاعفة؛ p، النسيـج العمادي عـلى كلا جانبي الورقة.



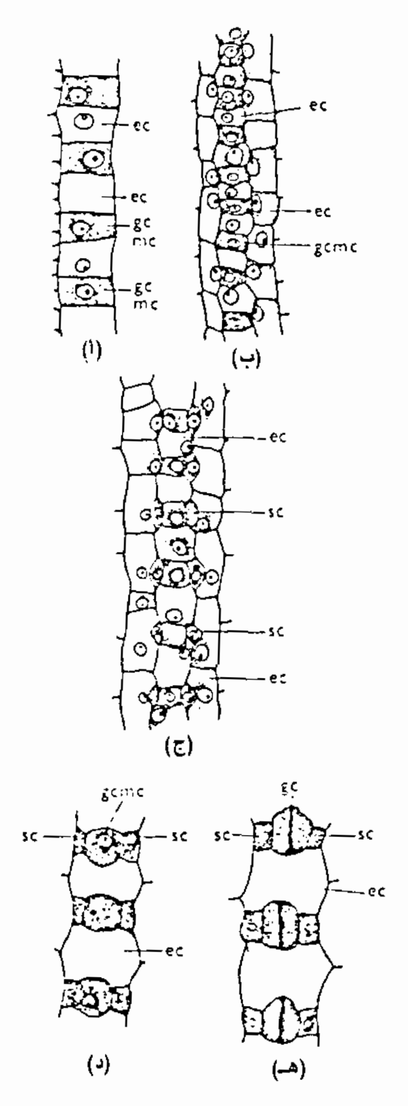
(شكل 5-25) قطاع عرضي لورقة الفلفل. يوجد تضاعف للبشرة على كلا الجانبين من الورقة. غرفة تحت ـ ثغرية كبيرة (sc) توجد بين الخلايا الحارسة (g) والنسيـج الوسطي الإسفنجي (s). p. النسيـج العمادي. 300 x.

وذلك من الشائـع في السطح السفـلي؛ وفي الأوراق الطافيـة؛ مثل أوراق زنـابق الماء، تـوجد الثغـور على السطـح العلوي فقط. وربمـا تتفاوت الثغـور مع خـلايـا البشرة الأخرى، المرفوعة فوق هذا المستوى، أو الغائرة تقريبـاً (شكل 5-35)؛ وربمـا تكون مقصورة على بعض الغريفات في الورقة، مثل الثغور الخفية للدفلة التي سبق ذكرها.

ونمو وتركيب وتوزيع الثغور نوقش بشيء من التفصيل في الجزء الأول [127]، فصـل 7. وحيث إن نمو الثغور يعتبر مثالاً جيداً للعملية العامة للتمايز. لذلك وصفت بعض الدراسات الحديثة استعمال المجهر الالكتـروني، وسنتناول هنـا شرح بعض النقاط. وفي الأعشاب النجيلية ونبـاتات الفلقـة الواحـدة الأخرى تتكـون خلية الأم للخليـة الحارسة بواسطة الانقسـام غير المتسـاوي لخلية منشـأ البشرة. وخلية الأم للخليـة الحارسة هي الأصغر، ونواتج سيتوبـلازمية عـالية لهـذا الانقسام (الاشكـال 5-26 و 5-27). وتتكون خلايا مساعدة صغيرة مجاورة لخلية الأم للخلية الحارسة بواسطة انقسام خلايا البشرة المجاورة (الاشكال 5-26 جـ ـ و). و 5-30)، وفيما بعـد تنقسم خلية الأم للخلية الحارسة لتعطي خليتين حارستين (الأشكال 5-26 هـ ـ و و 5-31).



(شكل 5-26) مراحل نمو الثغور المركبة كما ترى في القطاعات البشرة للورقة الفتية القبرصية. قمة الغصن ناحية أسفل الورقة. (ا) - (و). تمثل زيادة الأشرطة البعيدة للبشرة. في (ا) و (ب) الخلايا الحارسة الصغيرة بها أسهم. خلايا البشرة المتداخلة اكثر تحوصلاً. في (ج) الانوية المجاورة لخلايا البشرة (اسهم) تحركت قريباً من خلية الام للخلية الحارسة قبل انقسامها لتكون الخلايا المساعدة (S). (د) تظهر مرحلة ما بعد تكوين الخلايا المساعدة ولكن قبل انقسام خلية الام للخلية الحارسة، في (هـ) خلية الام للخلية الحارسة (اسهم) انقسمت لتكون خليتين حارستين. في (و) كل التركيبات الثغرية تظهر خليتين حارستين وخلايا مساعدة. كلها x 1000 استعمل شكل 5-27 كمفتاح لهذا الشكل.
(Slide by courtesy of DR. J.B. Fisher).



(شكل 5-27) مراحل في نمو التركيب الثغري في أوراق الرز، خلية البشرة: gc، خلية حارسة؛ خلية الأم للخلية الحارسة؛ sc، خلية مساعدة. استعمل المفتاح لشكل 5-26.

(From Kaufman,[305] Figs. 73-76, p.306).

والمراحل في هذه العملية في ورقة Cyuperus alternifolius وفي بشرة سلميات الشوفان موضحة في شكل 5-26 و 5-28 و 5-32. ولقد أوضحت الدراسات الحديثة للبشرة النامية لأوراق القمح باستعمال المجهر الالكتروني أنه قبل الانقسام تصبح النواة مزاحة ناحية طرف واحد من الخلية، والحويصلات ناحية الجانب الآخر،



(شكل 5-28) انقسام غير متساو لخلية البشرة من السلمية النامية للشوفان. منطقة المرستيم البيني. قبل الانقسام الفتيلي تحركت النواة وسيتوبلازم كثيرا إلى طرف الخلية (على اليمين). الانقسام الفتيلي في تقدم. على اليسار خلية صغيرة كثيفة السيتوبلازم وخلية كبيرة عالية التحوصل. نواتج مثل تلك الانقسام غير المتساوي واضحة. الخلية الصغيرة من المحتمل ان تنمو كخلية الأم للخلية الحارسة (في هذه المنطقة، بعض الخلايا الصغيرة تنمو بطرق مختلفة، على سبيل المثال، كشعيرات). 1880x.
(by courtesy of DR. P.B. Kaufman).

وتتوزع العضيات الأخرى بانتظام. وقبل الطور التمهيدي، تتضح حزمة الأنيبات الصغرى حول النواة [406]. وبعد تكوين خلية الأم للخلية الحارسة، تتحرك الأنوية المجاورة لخلايا البشرة ناحية خلية الأم للخلية الحارسة وتنقسم لتكون الخلايا المساعدة. وتتكون الصفيحة الخلوية نصف الكروية متراصفة بواسطة الأنبيبات الصغرى. وبالتالي تنقسم خلية الأم للخلية الحارسة تماثلياً لتعطي الخلايا الحارسة، والجدار المتداخل يصبح غير مكتمل بفتحة واحدة أو أكثر في أي من الطرفين [406]. وقد وجدت حالات مشابهة أثناء تكوين الثغور في بشرة السلمية للشوفان، ومرة أخرى توجد فتحة محددة بين الخليتين الحارستين [307]. والأطوار في تكوين الخلايا الحارسة في بشرة ساق الشوفان موضحة في الأشكال 5-28 و 5-32. وعلى الرغم من أن النسيج الذي درس هو بشرة الساق النامي، إلا أن العملية مشابهة لما يحدث في الأوراق الفتية. وحركة النواة من أحد أطراف الخلية قبل الانقسام غير المتساوي تؤدي بوضوح إلى تكوين خلية الأم للخلية الحارسة (شكل 5-28)، وكما في تركيز السيتوبلازم عند ذلك الجانب من الخلية، وفي النواتج الصغيرة للانقسام غير المتساوي (شكل 5-29). والنواتج الأكبر من الانقسام، التي تنمو كخلية عادية للبشرة، هي أكثر تحوصلاً. وهذه التوضيحات تعطي أمثلة مدهشة من التمايز الخلوي الاستقطابي في طبقة واحدة من النسيج. الاشكال 5-28 و 5-29 يمكن مقارنتها بالأشكال 2-9 و 2-10، فهي توضح الانقسام غير المتساوي لخلايا بشرة الجذر في تكوين الشعيرات الجذرية. والتناقض بين النواتج الصغيرة والنواتج الكبيرة للانقسام غير متساو، في الحجم وكثافة محتويات الخلية، وهي بوفرة في خلايا الأم للخلية الحارسة الموضّحة مقارنة بأمثلة تكوين الشعيرات.

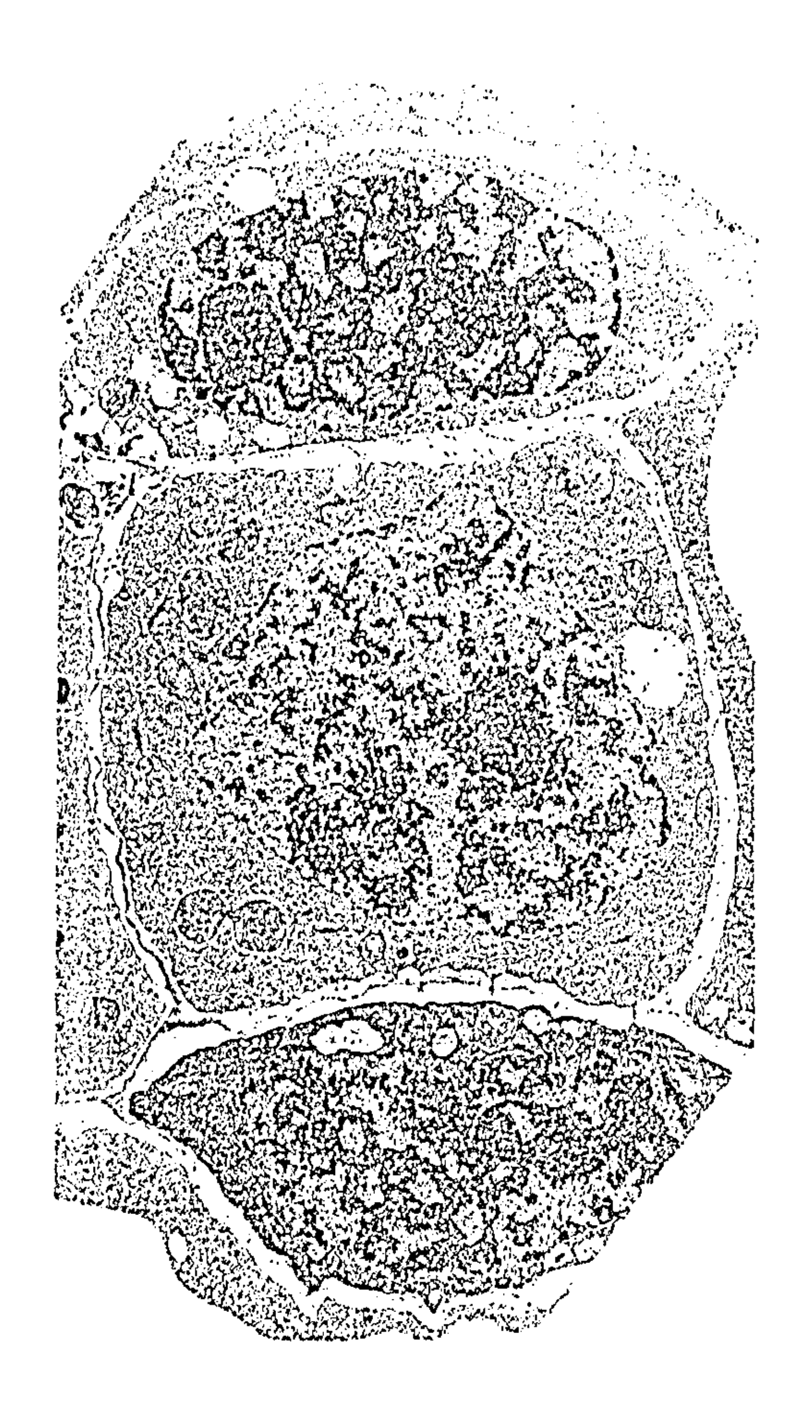
وبعد تكوين الخليتين الحارستين في الشوفان، تستطيل الأنوية كثيراً والبلاستيدات تصبح واضحة وتحتوي على جرانا (أو بديرات) قليلة. ويتكون ثقب بين الخليتين الحارستين (شكل 5-32). وتظهر الأنبيبات الصغرى عبر الجدار العادي بين الخليتين الحارستين، ويكون الجدار وسادة سميكة في هذه المنطقة.

وفي ذوات الفلقتين مثل القرنفل Diauthus، تنمو خلايا الأم للخلية الحارسة أيضاً من الناتج الصغير للانقسام غير المتساوي [393]، ولكن من الصعب تتبع تطورها بالتفصيل. وفي أوراق النجيليات العشبية تتكون الثغور على التتابع في الصفوف الطولية، بسبب نشاط المرستيم البيني القاعدي، ولكن نلاحظ أن ثغور نباتات الفلقتين مبعثرة. ولقد أجريت الدراسات الحديثة على التطور العرقي للثغور في مجاميع كبيرة من ذوات الفلقتين [264، 267] والتطور العرقي غالباً ما يكون متفاوتاً إلى حد ما في النوع النباتي الواحد.



(شكل 5-29) خلايا طويلة وقصيرة في المنطقة المرستيمية لبشرة سلمية الشوفان. لاحظ السيتوبلازم الكثيف للخلايا القصيرة، خلايا الأم للخلية الحارسة المزعومة، ودرجة كبيرة من التحوصل للخلايا الطويلة. والجدار (w) بين خلية الأم للخلية الحارسة وخلية الأخت منحنية كثيراً. cx. 3800.

(by courtesy of DR. P.B. Kaufman).

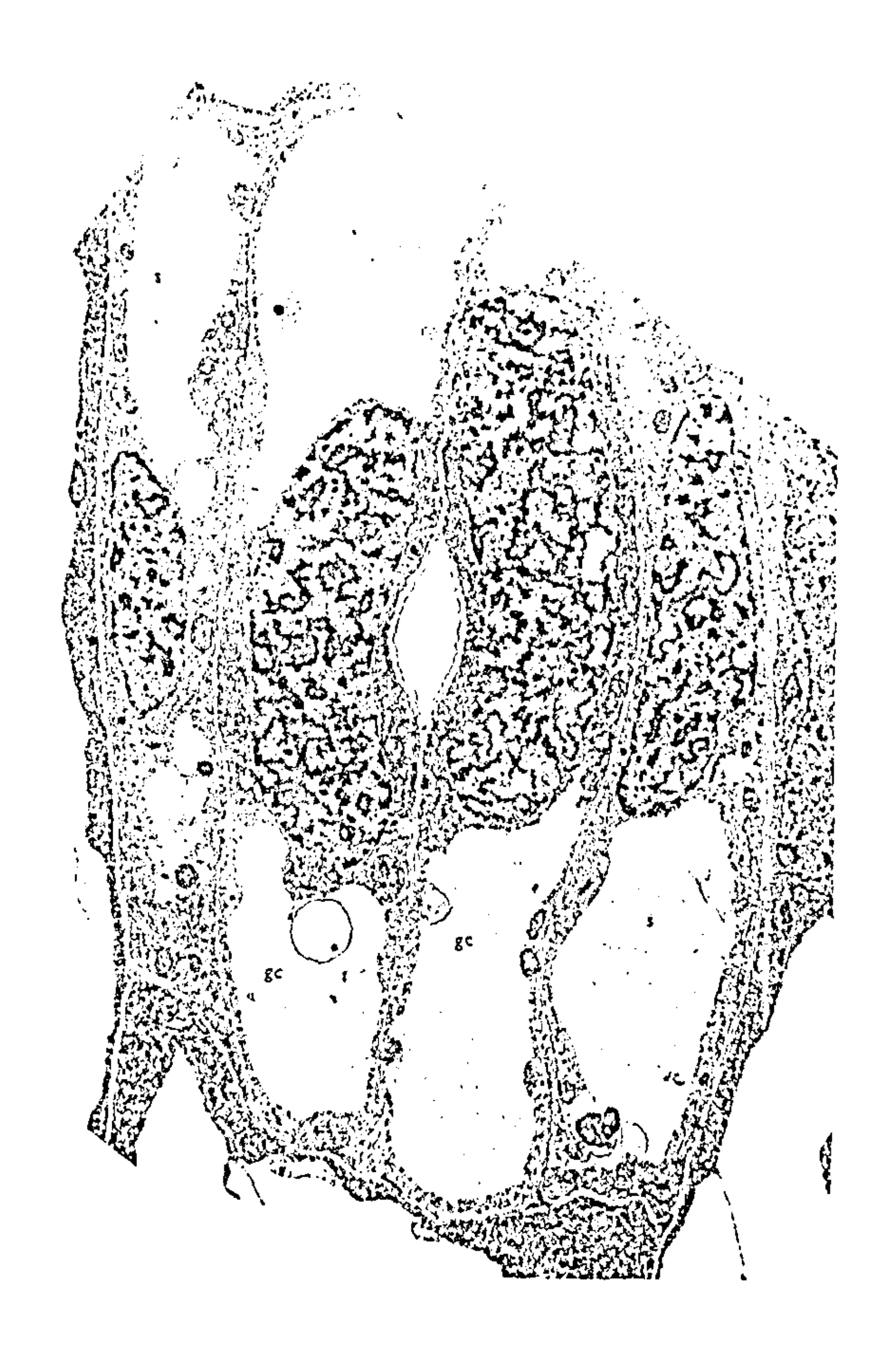


(شكل 5-30) خلية الأم للخلية الحارسة بخليتين حارستين (s) من بشرة السلمية للشوفان. توجيه هذا الشكل وشكل 5-31 بزوايا قائمة لتوجيه في شكل 5-26 و 5-29. cx 3500.

(by courtesy of DR. P.B. Kaufman).



(شكل 5-31) المرحلة المبكرة من نمـو الثغور في بشرة السلميـة للشوفـان. خلية الأم للخليـة الحارسـة انقسمت بواسطة الجدار الموازي للمحور الطولي للساق لتعطي الخلايا الحارسة . s، خلية مساعدة و 7500x.
(From Kaufman et al., 307., Fig. 16, p.39)



(شكـل 5-32) المـركب الثغـري في بشرة سلمية الشـوفـان إلى حـد مـا. تكـون الثقب بـين الخليتـين الحارستين. 6400x.

(From kaufman et. al., 307., Fig. 23, p.44).

ولا تحتوي خلايـا البشرة على بـلاستيدات جـديدة التكويـن، بـاستثناء الخـلايا الحـارسة، ومـع ذلك نجـد أن البلاستيـدات تحتوي عـلى بذيـرات قليلة. وفي بعض النباتات المائية، كما في phyllospadix ـ على سبيل المثال ـ التي تنمو مغمورة في ماء البحـر، لا توجـد البلاستيـدات الخضراء من خـلايـا البشرة. والمثـال الجيـد يمكن مشاهدته في خلايا بشرة الورقة المغمورة للحوذان Ronunculus كما هي مـوضـحة في شكل 5-43.

وشعيرات التغطية والشعيرات الغدية، أو الشعيرات الجذرية، ربما تتكون في بشرة الورقة (شكـل 5-8 حـ). وتظهر مـدى واسعاً من الأشكـال (انظر الجـزء الأول [127]، فصل 7). وربما أيضاً توجد الخلايا التي تحتوي عـلى البلورات، غـالبا حـويصلات كـربون الكـالسيوم كخليـة متميزة في بشرة الـورقة. هـذه الخلايـا، بـدون بلـورات، موضحة في شكل 5-23 ب ـ د.

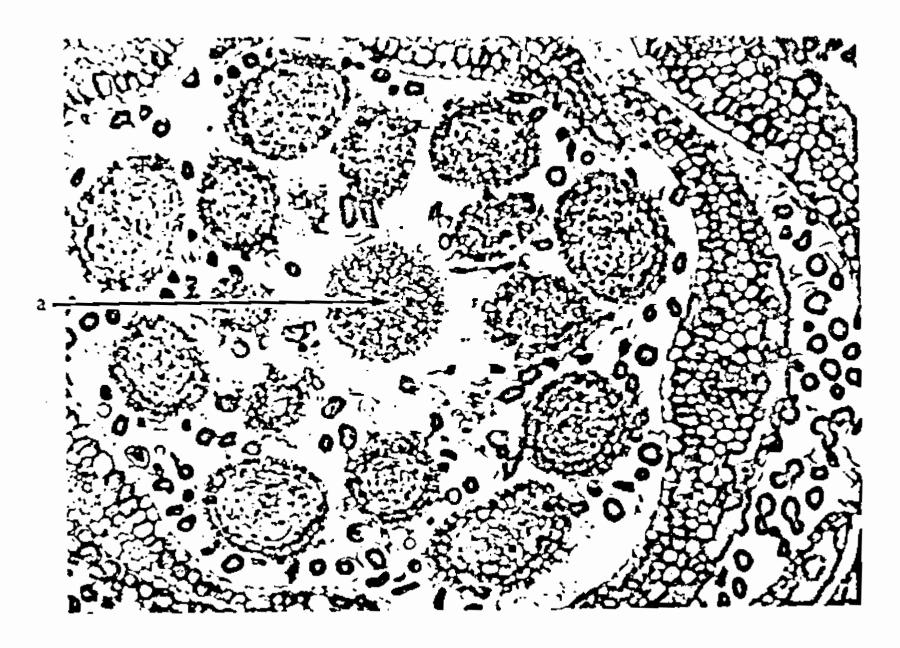
وفي بعض الأحيان ربما تحتوي جدر خلية البشرة على لجنين، وكثيراً جداً كيوتين؛ أيضاً طبقة سطحية من الكيوتين، والأدمة، غالباً ما تكون مـوجودة. وتتفـاوت الأدمة في السمك ففي أوراق بعض النباتات الصحراوية ربما تكون سميكة فعلاً.

ولقد كشفت الدراسـة الحديثـة على أوراق الشمنـدر بعض التأثـيرات المهمة من تعـرض سطح الـورقة إلى الهـواء الملوث [76]. فـالتعرض إلى أبخـرة عادم السيـادة، وتعريض النباتات لمدة سبعة أيام أو حتى لمدة 24 ساعـة للضباب والـدخان الكثيف في لوس انجلس ينتج عنه تغيرات في نمط إفراز الشمع عـلى سطح الـورقة. والإفـراز المفرط يأخذ مجراه في بقع غير منتظمـة، ويحدث تـرسب الشمع في أشكـال مختلفة، كما تقاوم إلى إفراز متوسط أو منتظم للشمع في أوراق نباتـات الكنترول التي وضعت في بيت زجاجي خال من الضباب والدخان. ومع ذلك فالتغـيرات تتصل بـالتغيرات في معدل إفراز عويدات الشمع. ومن المهم التكهن بالتغـيرات الفسيولـوجية التي ربمـا تصاحب إظهار الضرر المرفولوجي الناتج عن الدخان.

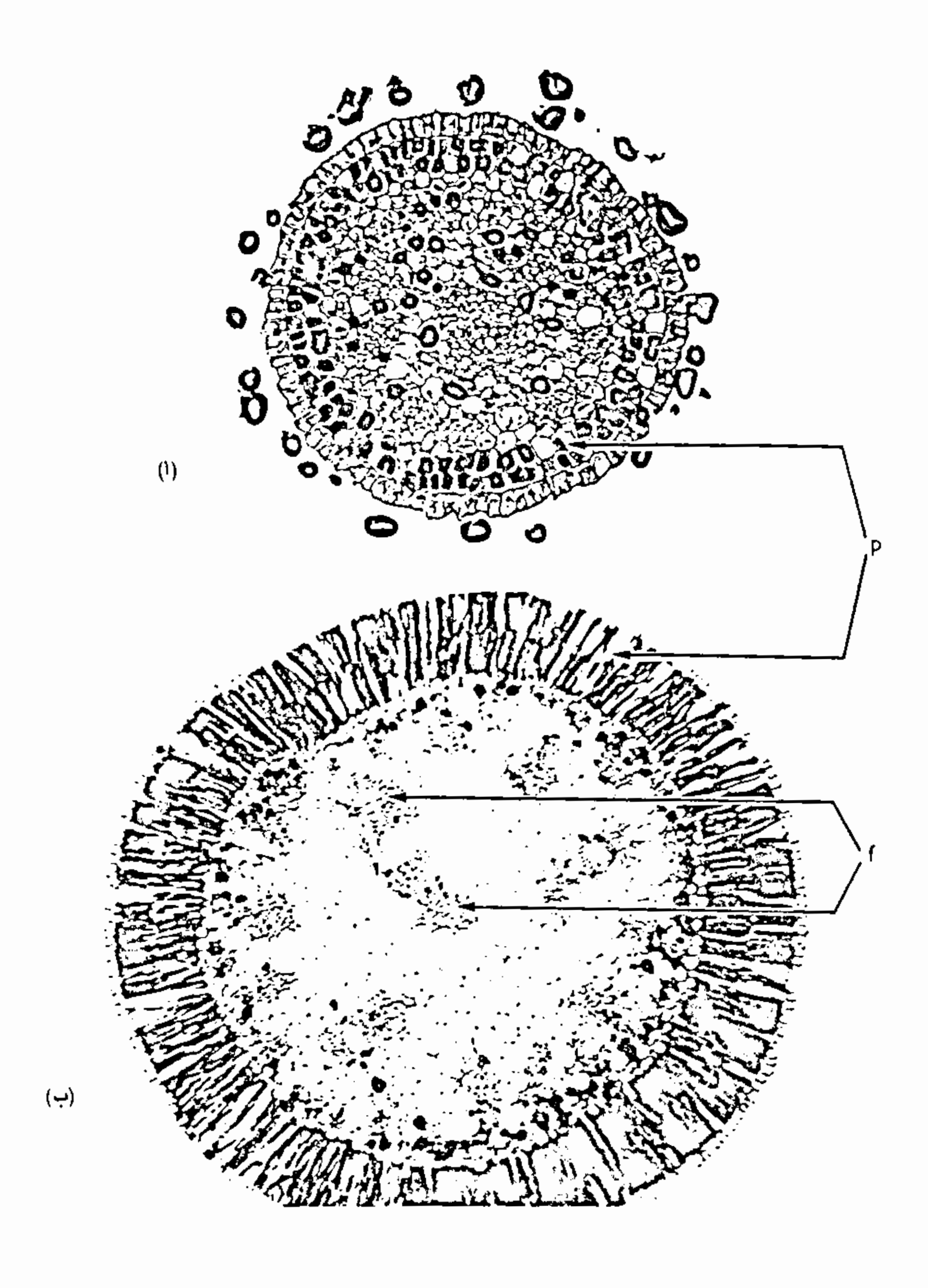
ولقد أوضحت دراسات أخرى على نباتات الدخان المعـرضة لسـاعتين من دخـان لوس انجلس ضرر الأوراق في بعض المراحـل من النمو، وخـاصة تلـك الأوراق التي تقوم بالتمدد [213]. ونلاحظ أن الضرر مركزي ويتزامن مع الخلايا التي وصلت الحجم الأمثل. ويحدث في مناطق الأوراق التي تقوم فيهـا الثغور بـوظائفهـا حيث يمكن أن يتسرب الهواء الملوث إلى الأنسجة الداخلية خلال التجاويف تحت الثغرية والمسافات البينخلوية في النسيج الوسطي.

النسيج الوسطي (Mesophyll)

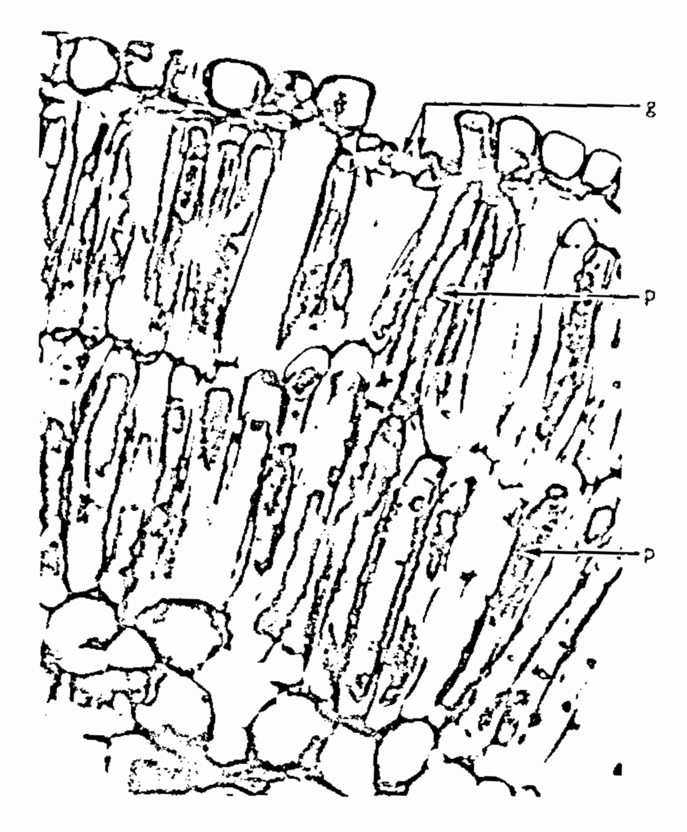
وفي معظم نباتات الفلقتين، النسيج الأساسي، أو النسيج الوسطي، يتمايز إلى النسيج العمادي والنسيج الوسطي الإسفنجي Spongy mesophyll. وخلايا النسيج العمادي أسطوانية، مستطيلة في الخط العرضي للورقة، وتحتوي على الكثير من البلاستيدات الخضراء وهي كثيفة محشورة معاً في طبقة واحدة أو أكثر (شكل 5-22). وفي الأوراق الظهربطنية يتكون النسيج العمادي على السطح العلوي للورقة فقط؛ وفي الأوراق المتساوية الجانبين، توجد خلايا النسيج العمادي على كلا السطحين للورقة ولكن ربما تكون أقل تكويناً على الجانب السفلي. وفي الأوراق الاسطوانية، مثل تلك الأوراق التي توجد في بعض أنواع Hakea، يوجد النسيج العمادي حول محيط الورقة كله (شكل 5-34). وعند النضج توجد طبقتان (شكل 5-35)؛ وتوجد سكلريدات العظم كخلية مميزة طويلة وطولها يساوي عمق طبقتين من النسيج العمادي. وعلى الرغم من أن هذه الورقة أسطوانية عند النضج، فإننا نجد أن ظهرها البطني قريب من القاعدة في الأطوار المبكرة من النمو (شكل 5-33).



(شكل 5-33) قطاع عرضي لقمة عفن Hakea constablei، قطاع الأوراق الخضرية محاط بواسطة قمة الغصن (a)؛ توجد براعم حرشفية مفلطحة، ونحيفة على جانبي البرعم. الأوراق الخضرية متماثلة الاقطار في الأجزاء العلوية ولكن الظهربطني قرب القاعدة 150x.



(شكل 5-34) قطاع عرضي للأوراق الاسطوانية لنبات Hakea. (أ) نمو الورقة الفتية. خلايا النسيج العمادي (p) ليست طويلة. 150x. (ب) الورقة المسنة، توضح صفين من الخلايا الطويلة للنسيج العمادي كلها حول محيط الورقة وألياف سكلرنشيمية عديدة (f) على كلا الجانبين من الحزم الوعائية. 50x.

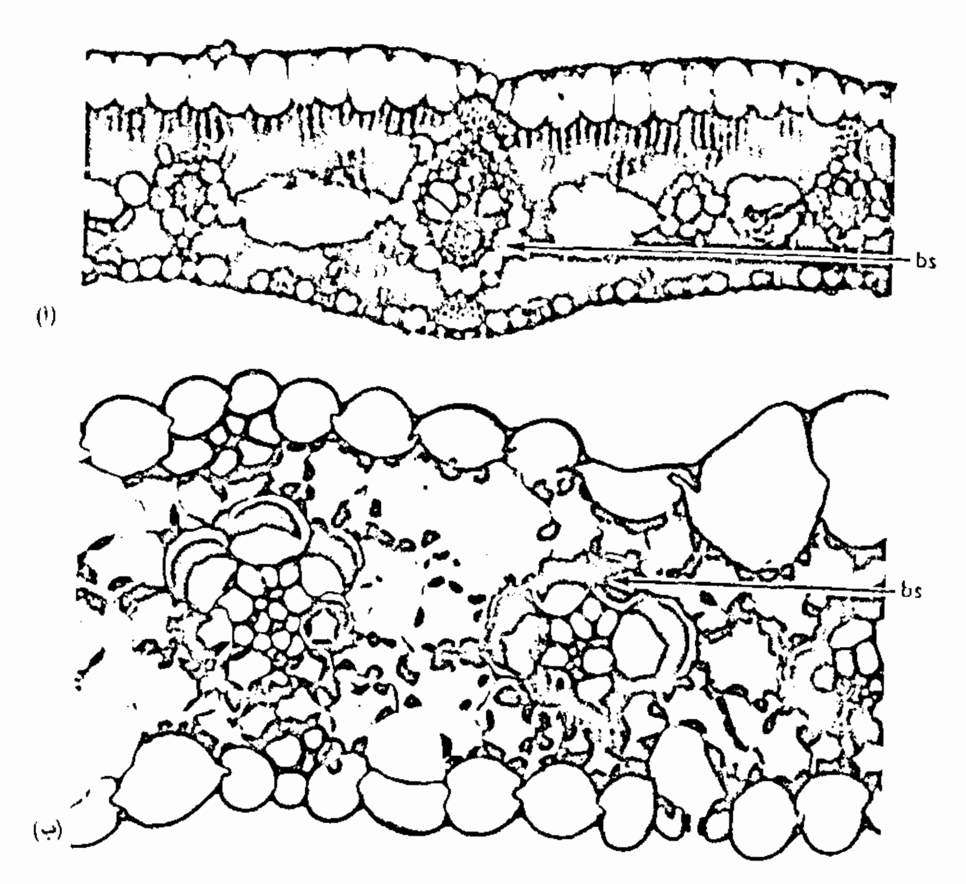


(شكل 5-35) قطاع عرضي لورقة Hakea بها صفان من خلايا حلقية للنسيج العمادي (p) وخلايا حارسة (g) خلايا مساعدة للثغور الغائرة تحت مستوى البشرة. 300x.

ويوجد النسيج الوسطي الإسفنجي، ويتكون من خلايا غير منتظمة تفصلها فراغات هوائية كبيرة وتحتوي على بلاستيدات خضراء (شكل 5-22). ويوجد حجم كبير من الفراغات البينخلوية من الخلايا. وقد عزلت بنجاح خلايا النسيج الوسطي لعدد من الأنواع النباتية وزرعت خارجياً. وقد تكهن Haberlandt منذ سنوات ان خلايا البرنشيمة قادرة على النمو إلى نباتات كاملة، واعتبرها النسيج المتوسط، الذي يعتبر مفككاً نسبياً ومنتظم التركيب، وربما يكون مناسباً لهذا. ولقد اتضح حديثاً [294] أن خلايا النسيج العمادي وخلايا النسيج الوسطي الإسفنجي يمكن ان تنقسم في المزرعة. وفي هذه التجارب خلية مفردة واحدة يمكن أن تنقسم لتعطي مجموعة من الخلايا 20-30 في فترة 140 يوماً. ومزرعة خلايا النسيج العمادي أكثر نجاحاً من النسيج الوسطي الإسفنجي، ربما بسبب، كما رأينا، أن التركيب العاديلـ DNA تواصل فترة أطول من النسيج العمادي. وتتكون الجذور في بعض الأحيان من نسيج

دائري ينتج من انقسام خلايا النسيج الوسطي [295]. وهكذا نجد أن الخلايا الناضجة نسبياً للنسيج الوسطي للورقة قادرة على النموات والتطورات اللاحقة إذا ازيلت من بيئتها العادية.

وفي بعض الأوراق، على سبيل المثال أوراق النجيليات، نجد أن النسيج الوسطي لا يتمايز إلى نسيج عمادي ونسيج اسفنجي ولكن يشتمل على خلايا برنشيمية منتظمة الحجم والتركيب تقريباً (شكل 3-36 ب). وفي النجيليات والكثير من ذوات الفلقة الواحدة ونباتات ذوات الفلقتين نلاحظ أن الخلايا التي تحيط بالنسيج الوعائي مختلفة مرفولوجياً عن خلايا الميزوفيل المجاورة. وهي غالباً ما تكون كبيرة،



(شكل 5-36) (أ) قطاع يدوي للورقة غير الحية الغضة. خلايا غلاف الحزمة (bs) مختلفة إلى حد ما في المظهر وتتمة النسيج العمادي عن خلايا النسيج الوسطي المجاورة. 150x. (ب) قطاع عرضي لجزء من ورقة الذرة. خلايا غلاف الحزمة (bs) تحتوي على نسيج عمادي اكبر (وهنا تجد ان الخلايا مبلزمة إلى حد ما) من خلايا النسيج الوسطي المجاور. 500x.

وربما لها بلاستيدات خضراء قليلة، وربما تكون سميكة الجدر. وهذه الخلايا تكون غلاف الحزمة (شكل 5-36 أ). وفي بعض النباتات يمتد الغلاف إلى سطح الورقة، مكوناً امتداد غلاف الحزمة. وهناك بعض الأدلة على أن غلاف الحزمة وامتداده يقوم بوظيفة التوصيل وتخزين المواد الغذائية. ويمكن اعتبار غلاف الحزمة كالإندودرمس، حيث إن أشرطة كسبار يمكن مشاهدتها أحياناً، أو كغلاف نشوي، حيث إن النشا يمكن أن يوجد في هذه الخلايا. وتشير الدراسات الحديثة إلى وجود تخصص هائل في تركيب ووظيفة خلايا غلاف الحزمة، في بعض الأنواع النباتية على الاقل.

تركيب ووظيفة خلايا غلاف الحزمة

(Structure and function of bundle sheath cells)

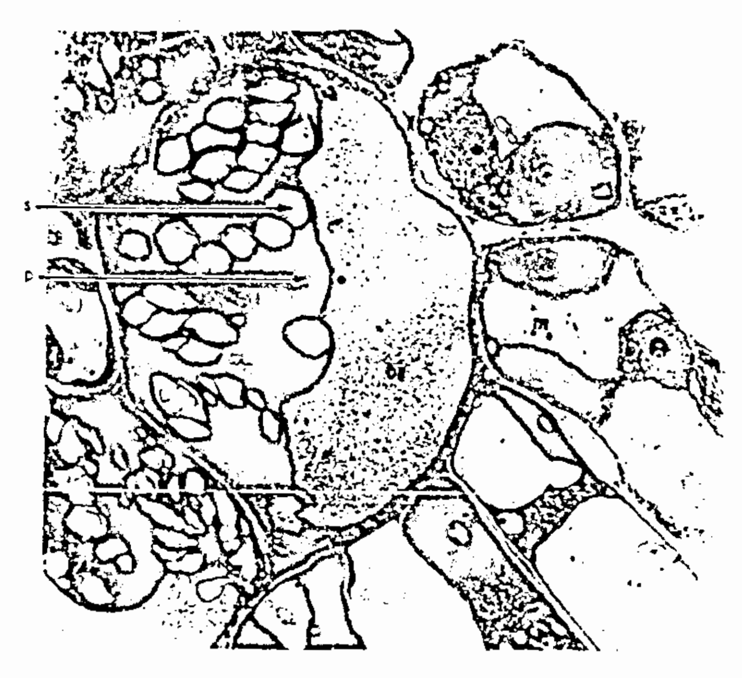
تقترح الدراسات الحديثة باستعمال المجهر الالكتروني أن النباتات التي لها خواص كيموحيوية خاصة لها وظيفة مهمة للخلايا المتخصصة التركيب لغلاف الحزمة. والكثير من هذه الدراسات أجريت على الذرة، وقصب السكر ونباتات المناطق الاستوائية الأخرى.

ولقد تبين حديثاً [243] أن المسار البديل للبناء الضوئي لتثبيت ثاني أكسيد الكربون في دورة كالفن يُوجد في بعض أعشاب المناطق الاستوائية. ومسار ثنائي حامض الكربوكسليك، ويعرف بمسار Hatch-slack، يتميز بالترقيم المبكر مع $^{14}CO_2$ لامكنة C_4 للمركبات التي تحتوي على أربع ذرات كربون على النقيض من الترقيم المبكر للمركبات التي تحتوي على ثلاث ذرات كربون في دورة كالفن. وبعض النجيليات العشبية قادرة على خفض تركيز CO_2 في النظام المقفول إلى أقل من 5 أجزاء من المليون ويقال عنه إنه يظهر قيم الموازنة المنخفضة لثاني أكسيد الكربون، القادرة على خفض التركيز إلى حوالى 50 جزءاً من المليون، وتنتج ثاني أكسيد الكربون في الضوء بواسطة عملية تعرف بالتنفس الضوئي. ونشاط الأنزيم فوسفو إنول بيروفيت كاربوكسليز Phosphoenol pyruvate carboxylase حوالى 60 مرة أكثر من النجيليات الاستوائية مقارنة بالأنواع الأخرى التي بحثت، ويعتقد انه أنزيم أساسي في تثبيت ثاني أكسيد الكربون للبناء الضوئي في هذه الأعشاب النجيلية [424]. ومعظم الأنزيم الموجود في مستخلص أجزاء البلاستيدات الخضراء، ومن المحتمل أنه يتزامن مع البلاستيدات.

وكل النجيليات التي تتبع chloridoid-eragrostoid و panicoid اقسام تصنيف

العائلة النجيلية تمتلك قيم موازنة منخفضة، باستثناء جنس واحد يعتقد من الناحية التصنيفية أنه موضوع في غير مكانه. هذه الأعشاب النجيلية أيضاً تمتلك بعض الصور التشريحية الشائعة، أعني خلايا غلاف الحزمة في الأوراق. بعض أعضاء ذوات الفلقتين لعائلتي المتعشة Amaranthaceae والـوزية chenopodiaceae، أيضاً تقوم بعملية البناء الضوئي بواسطة مسار هاتش وسلاك. وأوراق هذه النباتات، أيضاً، تمتلك أغلفة حزمة واضحة، تحاط بواسطة طبقة من خلايا النسيج العمادي. [151] و [319] ويوجد النشا في الأنسجة العمادية لخلايا غلاف الحزمة، بينما في الأنواع التي بها قيم الموازنة العالية لثاني أكسيد الكربون يوجد النشا على طول النسيج الوسطي [151].

أوضحت دراسات المجهر الالكتروني أن البلاستيدات الخضراء الموجودة في خلايا غلاف حزمة نباتي سالف العروس والقطف كبيرة، وبها بذيرات (أوجرانا) وتحتوي على حبيبات نشا وافرة؛ أما تلك الموجودة في خلايا النسيج العمادي فصغيرة وتحتوي على قليل من النشا (شكل 5-37) [319]. وهكذا نجدها تشبه تلك الموجودة في



(شكل 5-37) صورة مجهرية الكترونية لجزء من غلاف الحزمة (bs) والميزوفيل (m) خلايا ورقة نبات القطيفة. النسيج العمادي (p) تحتوي خلايا غلاف الحزمة على نشا وفير (s)؛ أما خلايا النسيج الوسطي فلا تحتوي على نشا. كلا النوعين من النسيج العمادي يحتويان على جرانا. 3000x.
(by courtesy of DR. W.M. Laetsch).

النجيليات الاستوائية، ويستثنى من ذلك عند نضج البلاستيدات الخضراء فـإنها لا تحتوي خلايا غلاف الحزمة على جرانا. [329، 321]. ومن الواضح في الأنواع التي بهـا معدلات البناء الضوئي عاليـة نجد أن خـلايا غـلاف الحزمـة تأقلمت عـلى استقبال نواتج البناء الضوئي من خلايا النسيـج الوسطي التي تنتظم قطـرياً حـول بعضـها، وتخزنها مؤقتاً كنشا. وميتوكوندريا خلايا غلاف الحزمـة، والتي هـي أكبر من خـلايا غلاف الحزمة المجاورة لخـلايا النسيـج الوسطي، ربمـا تعطي بعض الطاقـة لنظام النقل لنواتـج البناء الضـوئي [319]. وخلايـا غلاف الحـزمة أكثـر نشاطـاً أيضياً من الخلايا التي تحيط بالنسيج الوسطي [45]. وفي البلاستيـدات الخضراء للذرة، يتصـل داخلياً مع النظام الغشائي مـع غلاف النسيـج العمادي [432]. وهـذا النوع من تـركيب النسيج العمادي، الـذي توجـد فيه اتصـالات كثيرة ومبـاشرة بين الحجـرات، وفوق القنوات والجزء الداخلي لغلاف النسيج العمادي، من الواضح أنه يوجد في النبـاتات التي تمتلك مسار هاتش ـ سلاك لتثبيت ثاني أكسيد الكربون.

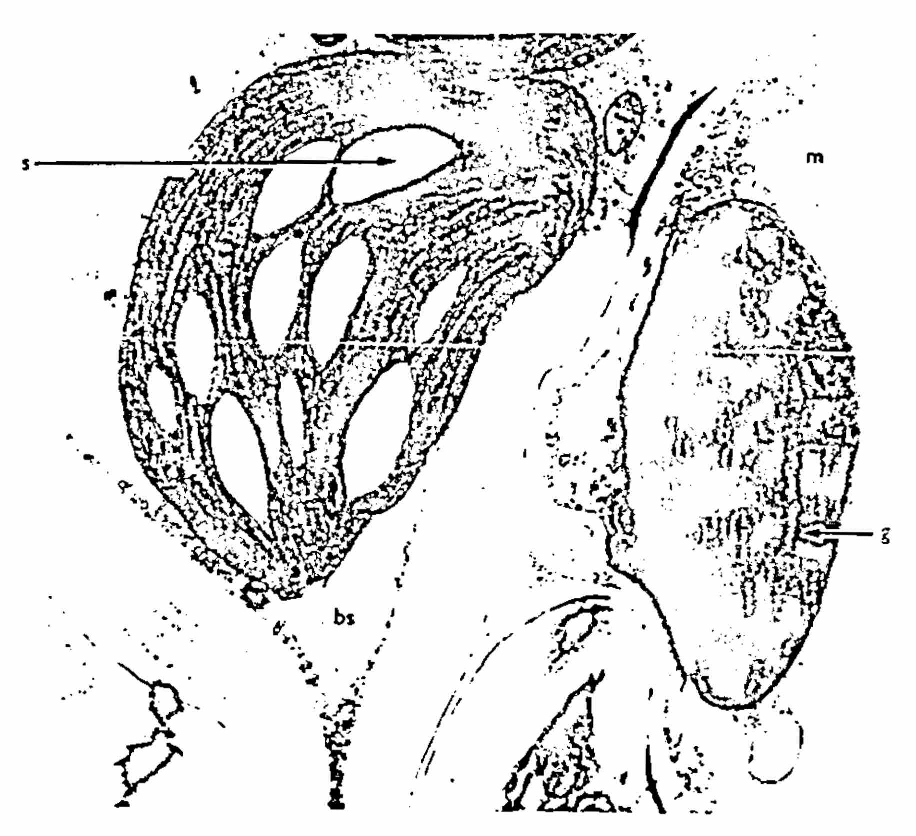
ومن المهم أن الأنواع التي تظهر الصور الفسيولوجية والتركيبية هي التي تنشـأ كلها في المناطق الاستوائية. ويعتقد أن تلك الصور ربما تستخدم استجابة للعوامـل البيئية الخاصة [151]؛ وأحد العوامل ربمـا يكون الضـوء العالي الشـدة تحت الظروف التي يكون فيها ضغط الماء في الغالب عاملاً محدداً للبناء الضوئي [319].

ولقد اقترح أن قرب أنسجة البناء الضوئي من أنسجة توصيل الماء سوف يعطي ميزة لحماية الأنواع النباتية المعـرضة إلى الجفـاف. ونجيليات المنـاطق الاستوائيـة وبعض النباتات الأخرى قادرة على معدلات البنـاء الضوئي. ولقـد تبين أن الأنـواع النباتية التي تـوجد في المنـاطق المعتدلـة، والتي تنتشر فيها البـلاستيدات الخضراء خلال النسيج الوسطي، يجب أن تتشبع عند الضوء المنخفض الشـدة، بينما تتطلب أعشاب المنطقة الاستـوائية، إلى ضـوء عالي الشـدة بسبب كثافـة نسيج اليخصـور المحيط بالحزم الوعائية.

ولقـد أوضحت الدراسـات المهمة للتطـور العـرقي لـورقـة قصب السكـر [320] أن النسيج العمادي هـو لغلاف الحـزمة وخـلايا النسيـج الوسطي، لـذلك يختلفـان في التـرتيب والوظيفـة، وكلاهمـا يتكونـان من البلاستيـدات النشـويـة التي لا تتميـز مرفولوجياً. وأثناء النمو نجد أن البلاستيدات الخضراء في كلا النـوعين من الخـلايا التي تكون الجرانا، أما تلك الموجودة في النسيج الوسطي فتحتوي عـلى تاليكـويدات أكثر في الجرانا كما تمتلك أيضاً أجسـام اللاميـلا الأولية الحسنـة التكوين. وأثنـاء الطور النهائي لنمو البلاستيـدات الخضراء تفقد البـلاستيدات المـوجودة في خـلايا

غلاف الحزمة الجرانا الموجودة بها؛ وعند النضج لا تحتوي على جرانا ولكن يمكن أن تجمع كميات كبيرة من النشا (شكل 5-38). وهكذا نجد في قصب السكر أن تركيب البلاستيدات الخضراء في خلايا غلاف الحزمة هو نتيجة التقلص [320]؛ وفي الذرة نجد أن البلاستيدات الخضراء في خلايا غلاف الحزمة لا تفقد الجرانا الموجودة بها. ومن المحتمل أن الظروف الكيموحيوية في غلاف الحزمة وخلايا النسيج الوسطي تختلف بقدر كاف من التأثير على نمو النسيج العمادي.

ومن المحتمل أن أمثلة العلاقة بين الوظيفة والتركيب، مع نمو خلايا غلاف الحزمة التي تحتوي على عضيات متخصصة ولها وظيفة خاصة، ربما تكون لها استجابة طويلة الأمد بالنسبة لقوى التطور في البيئة الاستوائية.



(شكل 5-38) النسيج العمادي في غلاف الحزمة (bs) والنسيج الوسطي (m) خلايا ورقة قصب السكر. النسيج العمادي خلايا النسيج العمادي تحتوي على جرانا واضحة (g)، تلك الخلايا الموجودة في غمد الحزمة تفتقر إلى الجرانا ولكن تخزن النشا (s). 12, 300x.

(From Laetsch, [319], Fig.5, p.329)

الأنسجة الوعائية (Vascular tissues)

إن إحدى الصور المرفولوجية الأكثر وضوحاً للورقة الناضجة هو تعرقها، النظام المعقد للحزم الوعائية. وتحتوي معظم أوراق ذوات الفلقتين على حزمة وعائية رئيسية واحدة في العرق الوسطي وشبكة من العروق الصغيرة، مكونة نظام التعرق الشبكي (شكل 5-39).

تحتوي غالبية نباتات الفلقة الواحدة، على نظام التعرق الشبكي، الذي يوجد فيه العديد من الحزم الوعائية المتساوية تقريباً والمتصلة بواسطة عروق صغيرة تمر بين غالبية العروق. كما يوجد الكثير من الدراسات الوصفية للعروق، ولكن القليل معروف عن العوامل التي تتحكم في تكوين نظام التعرق.

ويعتقد أثناء تطور أنماط التعرق الشبكي أنها تنشأ من نظام التفرع الثنائي المفتوح للعروق مثلما يحدث في المجاميع الدنيا المتعددة للتريديات [192]. ونظام الثنائي التفرع الذي تنتهي فيه الفروع بنقطة عمياء بدون الاتصال مع بعضها. ويوجد التعرق الثنائي المفتوح في بعض مغطاة البذور الحية، مثل Kingdonia [194] و Cireaeaster [193]. والالتحام بين هذه العروق في هذه الأنواع النباتية كثير الحدوث.

وفي معظم نباتات الفلقتين يتمايز الشريط المركزي للكامبيوم الأولي قمياً إلى منشأ

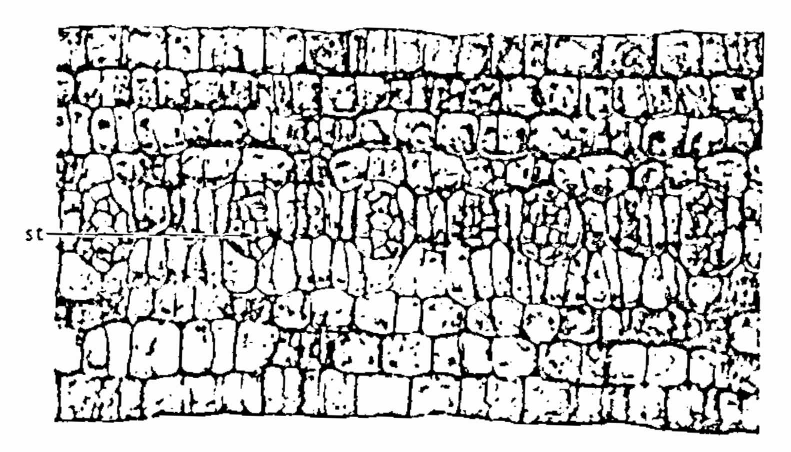


(شكل 5-39) شبكة الكامبيوم الأولى (pc) بين العروق الثانوية في الورقة الفتية لنبات Liriodendron ونصل طوله 3 مليمترات. نضفت المادة وصبغت. 215x. (From Pray, [411], Fig.7, p.23).

الورقة ويكوّن تدريجياً النسيج الوعائي للعرق الوسطي. ويتصل مع النسيج الوعائي في الساق، وفي طور متأخر من النمو، يتمايز اللحاء في تعاقب قمي في شريط الكامبيوم الأولي؛ ومتأخراً قليلاً، تتمايز في الغالب عناصر الخشب عند حوالى مستوى اتصال منشأ الورقة بالمحور، وبالتالي ينمو في تعاقب قمي وقاعدي. وهكذا نجد أن الخشب في البداية متقطع. ولقد أوضح Jacobs و Morrow، في القوليوس على الأقل، ربما توجد أكثر من حجرة واحدة لتمايز الخشب وأكثر من منطقة واحدة من عدم الاتصال. وفي معظم الأنواع النباتية، يوجد اللحاء في السطح السفلي والخشب في السطح العلوي من حزمة العرق الوسطي، وهذه الأنسجة على اتصال مستمر في الساق (شكل 5-7 د). وفي الأنواع النباتية ذات الحزم الوعائية الثنائية الجانب في الساق، واللحاء الداخلي ربما يستمر إلى الورقة، لذلك ربما يتكون اللحاء في السطح العلوي وكذلك الخشب في السطح السفلي. ويوجد هذا غالباً في معظم الحزم الوعائية للورقة.

وتتمايز العروق الثانوية قمياً من جزء من النسيج الأساسي لمنطقة نصل الورقة. وطبقة الخلية التي تتمايز منها تختلف، كما سبق ذكره. وفي بعض الأنواع، يتمايز العرق الحافي قبل العروق الثانوية، التي تمتد بين العرق الوسطي والعروق الحافية [421] وفي ورقة شجرة التيوليب، على سبيل المثال، تتكون العروق الثانوية في البداية من طبقات عديدة من الخلايا؛ وتتمايز تدريجياً ناحية قمة الورقة. وتتكون بينها فيما بعد العروق الثلاثية ثم بعد ذلك الرباعية، مكونة شبكة العروق المعقدة المألوفة والتي تتصف بها الورقة الناضجة (شكل 5-39). وتتمايز نقطة اتصال العروق الثلاثية بالعروق الثانية في وقت واحد [441]. وبتمايز العروق الثانوية تصبح سلسلة الخلايا الفردية واسعة بوضوح ثم تتمايز بعد ذلك إلى كامبيوم أولي. ويتبع تمايز العروق الثانوية، ومناطق النسيج الوسطي ربما تطوق كلية بواسطة الأشرطة الوعائية؛ إن مثل هذه المناطق يطلق عليها جزر العرق. وفي المناطق الأخرى ربما تنتهي العروق عمياء من النسيج الوسطي. ونهايات العرق غالباً ما تتكون من الخشب واللحاء، إلا أنه في بعض الأحيان يوجد عنصر غربالي واحد فقط، محاط بواسطة الخشب [169].

وفي نباتات الفلقة الواحدة العريضة الأوراق، مثل الهوستا Hosta والياقوتية، يوجد بها عدد من العروق الابتدائية المنفصلة؛ وهذه العروق لها مخارج من الأقواس العريضة وتتصل كلما وصلت قمة الورقة. ونقطة تلاقي العروق تمر عرضياً بين العروق الابتدائية، وتكوّن أيضاً عقداً وانحناءات، مما ينتج عنه شبكة معقدة. وفي الهوستا تتمايز نقطة اتصال العروق من طبقة ضيقة من الخلايا الطويلة، تكونت

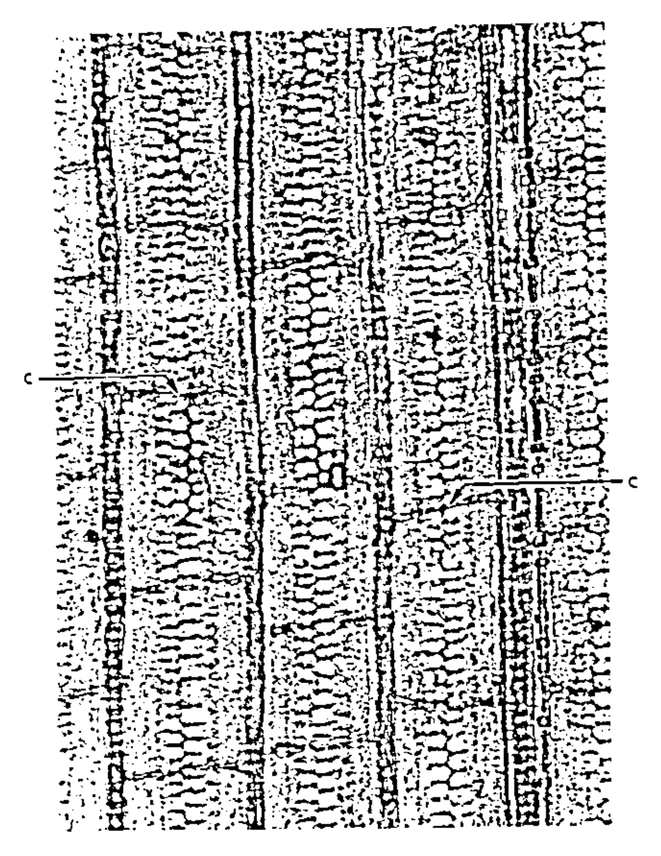


(شكل 5-40) قطاع عرضي لنبات Hostan اخذت موازية للعروق الابتدائية للاشرطة المقارنة (st) موضحة في القطاع، توجد عروق صغيرة بين العروق الكبيرة. 385x. (From Pray, 413 Fig.7, p.703).

بواسطة انقسامات الخلية الموجهة، تمر عمودياً إلى اتجاه العروق الابتدائية (شكل 5-40) [413]. وتتمايز هذه العروق أولاً قرب القمة، وأخيراً قرب قاعدة الورقة، ولكن ربما تتمايز الأشرطة الإضافية بين الأشرطة المتكونة أولاً.

وبينما نجد في هذه الأوراق أن الكامبيوم الأولي يتصل مع الكامبيوم الأولي الموجود أصلاً، وفي منشأ ورقة القمح والعديد من أعشاب المراعي نجد أن أشرطة الكامبيوم الأولي التي تكون العروق الابتدائية تتمايز باقتحام الكامبيوم الأولي على المحور ولكن مستقلاً عن بقية النظام الوعائي، حيث تكون غير متصلة في البداية [258]. وفي القمح تنشأ الأشرطة الابتدائية تتابعياً في المنشأ نفسه، وتتمايز في تعاقب [465]، قمي وقاعدي. وفي حوالى أربع بلاستوكرونات نجد أن منشأ الورقة ليس له اتصالات وعائية مع بقية النبات، مؤكداً مرة أخرى أن نقل المواد الغذائية خلال النسيج المرستيمي أو النسيج البرنشيمي يجب أن يكون كافياً للمحافظة على النمو. وفي الأعشاب ونباتات الفلقة الواحدة النحيفة الأوراق توجد عند النضج العديد من العروق الابتدائية الموازية، ومرة أخرى تتصل بواسطة نهايات العروق التي تمر اساساً في الاتجاه العرضي (شكل 5-41).

تقوم عروق الورقة بوظائف مهمة جداً، حيث إنها بدون شك تفي بوظيفة نقل الماء والمواد المذابة في مجرى النتح ونواتج النقل للبناء الضوئي إلى الأجزاء الأخرى من النبات. وشبكة العروق المعقدة يجب أن تكون قادرة على نقل المواد من وإلى كل خلايا النسيج الوسطي المشغولة بالبناء الضوئي. ومن المهم ملاحظته أن المسافة التي يحدث فيها امتصاص الأيونات في الورقة غير محدودة وفي مسافات مشابهة



(شكل 5-41) جزء واضح من ورقة الخيزران يبين التعرق المتوازي. تمر الأشرطة المقارنة بين العروق الكبيرة 150x.

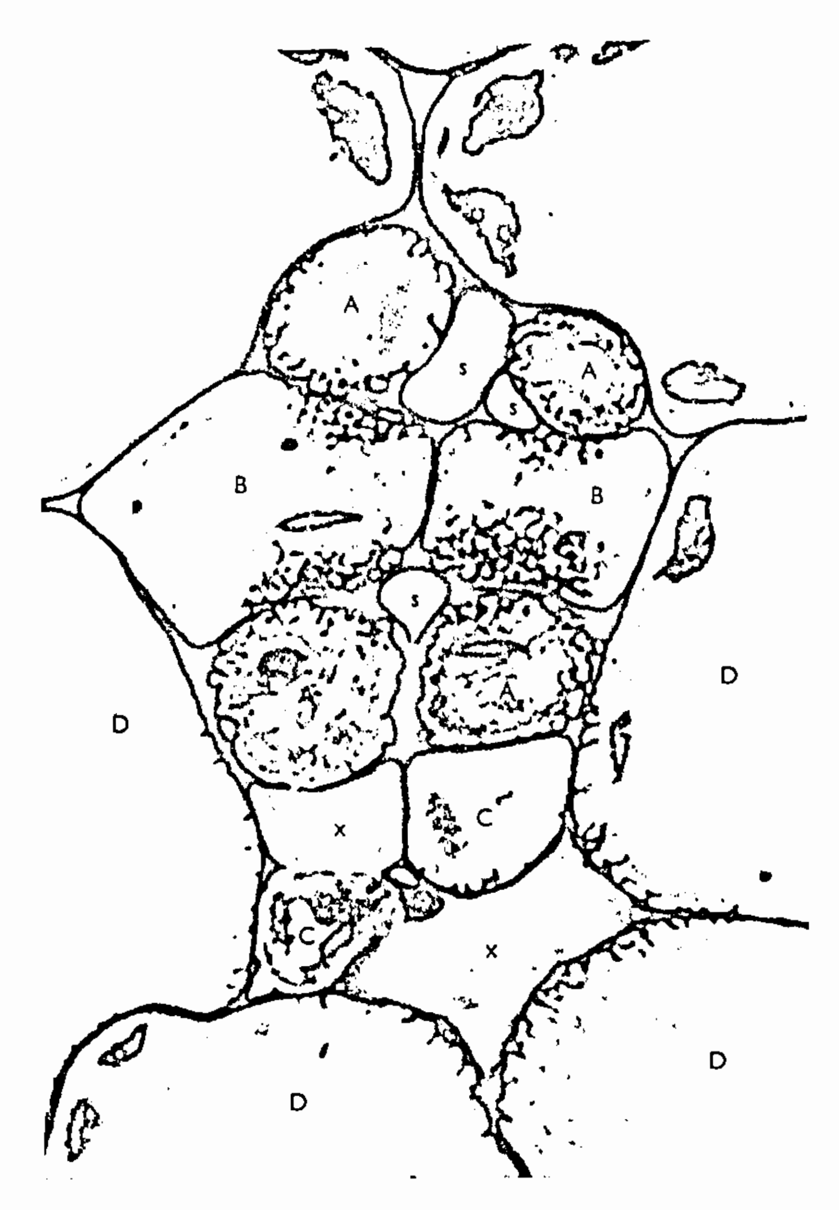
سجلت لتحدث بين النسيج الوسطي والعروق [169]. وفي الشمندر نلاحظ أن العروق الثانوية أكثر امتداداً من العروق الرئيسية (أو الأساسية) ويصل طولها 70 سم / سم^2 من سطح الورقة [202]. ولقد حسب أن العرق الأساسي من هذه الأنواع النباتية يستلم مواد النقل من حوالى 29 خلية نسيج وسطي؛ ووضعت بمتوسط 2.2 خلية من أقطار العروق،. أو حوالى 73 مليميكرون. ونواتج البناء الضوئي يجب أن تمر من خلايا النسيج الوسطي إلى العناصر الغربالية في العروق الثانوية للانتقال عبر شبكة العروق وإلى بقية أجزاء النبات. ومنذ 1884 يعتقد أن بعض الخلايا المرافقة المتخصصة تستخدم في هذه العملية. وحديثاً وصفت مثل تلك الخلايا؛ بخلايا النقل المتخصصة؛ ويعتقد أنها تقوم بوظيفة أخذ وتصدير المواد؛ الأمر الذي لوحظ في تزامن مع العروق الثانوية للأوراق أو فلقات العديد من الأنواع النباتية على الأقل من ثماني عائلات [225]. وكما لوحظ تحت المجهر الالكتروني، فإن

هذه ليس من المعتاد أن تحتوي على سيتوبلازم كثيف يحتوي على عضيات الخلية العادية، ومن بينها البوليريبوسومات، والبلاستيدات الخضراء ومعها الجرانا والميتوكوندريا وبها الكريستا (أو عرف) الجيدة التكوين. وتمتلك هذه الخلايا بروزات جدارية تظهر في تجويف الخلية مما ينتج عنه زيادة في نسبة سطح / حجم؛ على سبيل المثال، في بازلاء الحقل Pisum arvense، يوجد على الأقل 10 مرات زيادة في مساحة غشاء البلازما مقارنة بالجدر الناعمة للخلية من الحجم نفسه. وتشير دراسات العناصر المشعة إلى أن هذه الخلايا يمكن أن تمتص المركبات المشعة من سريان النتح ومن نواتج البناء الضوئي. ويعتقد، أن إحدى وظائف هذه الخلايا ربما تكون تصدير مواد البناء الضوئي من النسيج الوسطي للورقة.

ولقد أوضح فحص 975 نوعاً نباتياً من بين نباتات ذوات الفلقتين أن هناك تزامناً محدداً لخلايا النقل للعرق مع الطبيعة العشبية. ولقد أمكن التعرف الآن على أربعة أنواع من خلايا النقل؛ النوع أ و ب يعتقد أنهما يمثلان برنشيمة اللحاء المتحورة، والنوع حـ برنشيمة الخشب المتحورة والنوع د البرنشيمة المتحورة لغلاف الحزمة [394]. والأمثلة على كل هذه الأنواع، التي يحدث فيها نمو الجدار نحو الداخل على نقاط مختلفة من جدار الخلية، يمكن مشاهدتها في شكل 5-42. والنوع 1 أكثر شيوعاً من النوع ب، ولكن كلاهما شائعان في العروق الثانوية مقارنة بالأنواع حـ ود. وربما يحدث نمو الجدار نحو الداخل فقط في الخلايا المرافقة للعروق الثانوية، ولكن أيضاً في تلك الخلايا الموجودة في الأجزاء الأخرى للنبات (انظر فصل 8). شكل 5-43 يوضح الصورة الالكترونية للقطاع خلال الأوراق المغمورة، والمشرحة لنبات حوذان الماء Ranunculus fluitans، والذي يمكن فيه بوضوح تمييز نمو الجدار نحو الداخل في الجدر الجانبية لخلايا البشرة. والخلايا الأخرى التي يحدث فيها نمو الجدار نحو الداخل ستناقش ثانية في فصل 8.

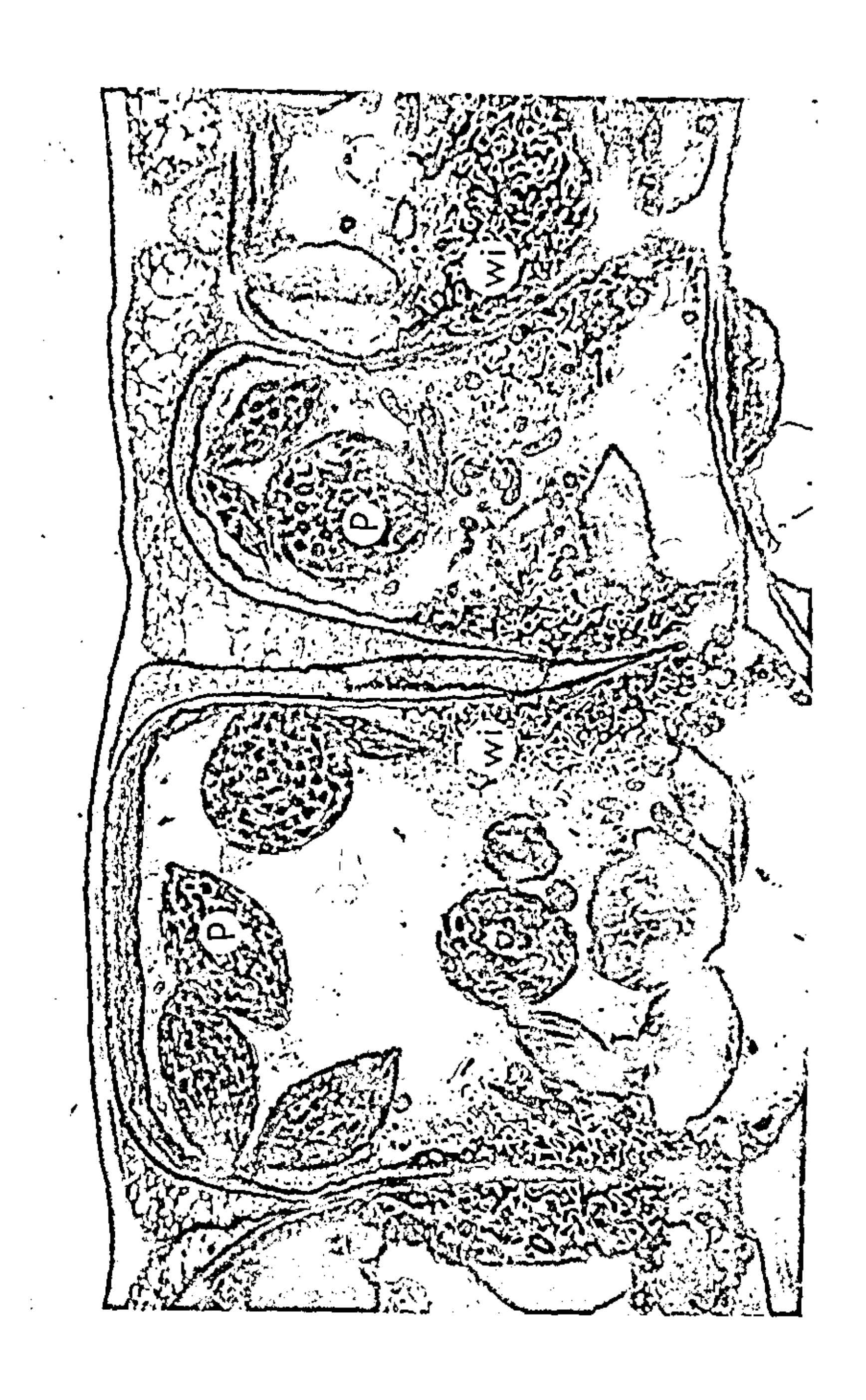
ويعتقد أن خلايا النقل لها نمو خاص تزداد فيه نسبة سطح / حجم بروتوبلاست الخلايا البرنشيمية بواسطة مرور البلازما فيما حول نمو الجدار نحو الداخل. وتستطيع هذه الخلايا القيام بوظيفة امتصاص المذيبات بأكثر فعالية من النسيج الوسطي وعناصر العرق، مارة إلى العناصر الغربالية [394]. وسنتعرض لبحث هذه الخلايا مرة ثانية.

والسؤال المطروح ما هي العوامل التي تتحكم في تمايز الأنظمة المعقدة والمختلفة للتعرق؟ وبوضوح ان الجواب على هذا السؤال ليس سهلاً، ويتبين أنه لاقى القليل من الدراسة إلى الآن. ووجهة النظر التي تقول بأن العروق لها علاقة بتوزيع النمو أثناء نمو الورقة دعمت بواسطة علماء النبات الكلاسيكيين مثل Gobel



(شكل 5-42) حزم خلايا النقل في العروق الإضافية لورقة anacyclus. الأنـواع A و B و C و D كلها موجودة؛ لاحظ نمو جدار الخلية إلى الداخل (wi). s، عناصر الوعاء. x، خشب. 2530x.
(From Pate and Gunning [394] Fig.2, p.139).

و Troll [191]. والنقاش الحالي سوف يضع هذا في اصطلاحات خاصة نوعاً ما. والدليل على هذه الرؤية [547] هو أن العامل أو العوامل الناتجة من المرستيمات النشطة النمـو ربما تستخدم في التحكم في تمايز الكامبيوم الأولي وقد نوقش ذلك بالنسبة إلى منشأ



(شكل 5-43) صورة المجهر الالكتروني لخلايا بشرة الورقة الطافية للحوذان. لاحظ نمو الجدار نحو الداخل في جدار الخلية احديدابياً ووفرة البلاستيدات الخضراء (p). 4600x.
(by courtesv of DR. B.E.S. Gunning).

الورقة في فصل 3 ص (8 وعلى ضـوء هذه الـرؤية، نجـد أن الشريط الابتدائي، أو العرق الوسطي، لأوراق ذوات الفلقتين سوف يتمايز استجابة إلى العامل النـاتج من النمو القمي للكامبيوم الأولي. وفي الأوراق المركبة، يمكن تفسير تمايز العرق الوسطي لكل وريقة بنفس الطريقة. وجدير بالملاحظة في الأوراق المفصصة أو المسننة تتزامن العروق الثانوية مع التفصص أو تسنن حافة الورقة؛ أي مع مناطق النمو المتمـركزة الحافة والتي ربما تنتج عـامل افتـراض. وبالطبـع أشار slade [475] إلى أن العـروق الجانبية للقيقب تتمايز في اتجاه وإلى التسنن، أما بالنسبة إلى نبـات البرقـوق فنجد أن تمايز العروق الجانبيـة في اتجاه تسنن حـافة الـورقة، ولقـد اقترحت أن مـراكز تمركز النشاط المرستيمي داخل الورقة ربما يؤثر على اتجـاه تمايـز العروق. ويعتقـد أن النمو البيني مسيطر على العوامـل التي تؤثر عـلى تمايـز الكامبيـوم الأولي وربما ينتشر بانتظام خلال نصل الورقة، مؤدياً إلى تمايز العروق الثانوية.

وفي محـاولة لفهم العـوامل التي تتحكم في تمـايز العـروق، يجب ألا ننسى أنظمة التعرق المميزة للأنواع النباتية المختلفة. وبوضوح يوجـد تحكم وراثي لنمط العروق. وفي كل نوع نجد أن درجة ومدة النشاط في المرستيمات المختلفة التي تساهـم في نمـو الورقة أيضاً تتفاوت كثيراً، كما سبقت الإشارة إلى ذلك، ومن غير الملائم أن التفاعل بين هذه المـرستيمات ونـواتجها مسؤول عن نمط التعـرق وهذه التفـاعلات يمكن أن تتفاوت مثل أنظمة التعرق.

والتعـرق المتوازي لأوراق ذوات الفلقـة الواحـدة يصعب تفسـيره بـالنسبـة إلى التأثيرات من النشـاط المرستيمي. وهنـاك أدلة بـأن الحزم الـوعائيـة متباعـدة على مسافات منتظمة إلى حد ما. على سبيل المثال، في نصل ورقة النرجس تتمايـز حزمـة جديدة كلما كوّن الشريطان الموجودان أصلاً أكثر من 11 خلية متبـاعدة (أو بمعـزل عن الأخرى) [137]. ولقد اقتـرح Wardlaw [559 558] أن المناطق المـرستيمية النشطـة التحول الغذائي ربما، بواسطة بعض الآليات مثل وضع التوترات، لها تأثير مباشر في تحديد مسارات النقل. ومن ناحية أخرى نجد أن، المناطق المرستيمية النشطة النمو ربما تنتج المواد اللازمة لتمايز الكامبيـوم الأولي وأيضاً، بـواسطة العمـل كغور (أو منخفض) في سحب المواد الأيضية إليهـا، بواسطـة خلق توتـرات فيزيـائية تـرسخ المسارات التي من خلالهـا يحدث انتقـاء مرور هـذه المواد. وبـدون وصفه عـلى أنه سبب مشابه، يمكن تخيل هذا النظام على أنـه مشابـه لخطوط القـوى التي يكونهـا الحقل المغناطيسي، ويمثل المرستيم قطب المغناطيس.

وفي الجـذور والأغصان، حيث يسـود النمو القمي أثنـاء النمو الابتـدائي، هـذه

الحالة سوف تكون غير معقدة (انظر فصلي 2 و 3). وفي الأوراق، حيث شاهدنا، تعاقب اشتراك المرستيمات في نمو المنشأ، ويعتقد أن، خطوط القوى، ما هي إلا نتيجة تأثيرات المرستيمات المختلفة، وسوف تثبط بعضها البعض، وربما تكون شكلاً أكثر تعقيداً، كما يظهر في انظمة التعرق. وفي أوراق ذوات الفلقة الواحدة، حيث يتولى المرستيم البيني القاعدي السيادة والنمو الحافي أقل توسعاً، ومن المتوقع أن العروق الرئيسية سوف تمر طولياً. ومن المهم أن العروق الثانوية في منشأ ورقة القمح تبدأ في المنشأ نفسه ثم تتمايز في الاتجاهين نحو قمة وقاعدة الورقة [465]. وفي ورقة النرجس، ايضاً، نجد أن الأشرطة الرئيسية يظهر أنها مقفولة كلية، ولكن تتمايز الأشرطة المساعدة قاعدياً [137]، أي ناحية المرستيم البيني القاعدي حيث يتمركز المعدل العالي لانقسام الخلية.

ولقد أوضح Sachs [441] في تجارب عديدة أن أشرطة الخشب تثبط عن التكوين في المنطقة المجاورة للنسيج الوعائي الذي يزود بقدر جيد من الأكسين. وفي حالة الأشرطة التي تتكون في وقت واحد تقريباً، ويعتقد ان هذه التفاعلات ربما تكون غير فعالة؛ ويمكن التكهن بأن تكوين نقطة التقاء العروق الثانوية والثلاثية، التي تنمو فيما بعد في تطور الورقة، ربما تأخذ مجراها بعد تزامن المصدر الرئيسي للأكسين مع العروق الابتدائية التي تضعف إلى حد ما. وهكذا ربما تتكون استجابة إلى «خطوط التوتر» التي تقيم في النسيج الوسطي بواسطة الأشرطة الابتدائية نفسها، والتي أصبحت غير قادرة على تثبيط الأشرطة الوعائية من الاتصال بها.

ويظهر أن الافتراض المتعلق بتمايز نظام العرق مفتوح للدراسة التجريبية. وربما يكون محتملاً، ولو أنه صعب بسبب انثناء وانبساط معظم منشأ الورقة النامية، وفي الحالتين في تحطيم بعض مراكز النشاط المرستيمي وفي خلق منخفضات (أو أغوار) اصطناعية. على سبيل المثال، من المعروف أن مواد الأيض الخاصة، مثل الكربوهيدرات، سوف تنتقل ناحية الأكسين المضاف [53]. وإذا كان من الملائم إجراء مثل هذه التجارب في الطور المبكر على نحو كاف. فمن المحتمل التدخل في التمايز العادي لنمط التعرق.

تركيب الورقة والبيئة (Leaf Structure and Environment)

النباتات التي تتميز بالنمو في بعض البيئات الملائمة (مشكاة) غالباً ما تظهر نوعاً من التركيب الذي يعتقد أنه تأقلم على تلك البيئة الخاصة. ومن المحتمل أن هذا ينعكس في تركيب الأوراق. وبعض الصور التشريحية لتلك المجاميع النباتية ستدرس

لاحقاً. ووجهة النظر أن هذه الصور التركيبية هي تأقلم بحيث يقابل الحاجة المفروضة بواسطة بعض البيئات، التي تمنح الميزات على النباتات التي تنمو في مثل تلك البيئات، وربما يكون ذلك موضع شك على ضوء الاكتشافات التجريبية، التي تظهر، على سبيل المثال، أن النتح ليس بالضرورة أن ينخفض في الأوراق الوفيرة الشعيرات أو الغائرة الثغور. وكما أشير في الفصل اللاحق، إلى أن البعض من هذه الصورة التشريحية ربما تتمحور بسهولة وتتطور استجابة إلى العوامل البيئية الخاصة. وهكذا ربما توجد علاقة سببية بدلاً من تأقلم، بين البيئة والتركيب، ومع ذلك يجب الأخذ في الاعتبار أن هذا التبادل ليس منعياً.

النباتات المائية (Hydrophytes)

أوراق النباتات المائية لها بعض الصور العامة، ولو أن تشريحها يتفاوت باختلاف الأنواع النباتية. وأوراق النباتات المغمورة في الشائع أنها عالية التشريح، وأن الورقة رقيقة جداً، ونسيج الميزوفيل متقلص إلى طبقات قليلة من الخلايا أو قد لا توجد. والثغور ربما تكون غير موجودة. وفي الأوراق الطافية، نصل الورقة في الغالب يكون كاملاً، والورقة أسمك؛ والثغور في الغالب مقصورة على السطح العلوي. وفي أوراق الأنواع المائية نجد أن الخشب في الغالب متقلص كثيراً، ولو أن اللحاء ربما يوجد بوفرة، وتوجد مسافات بينخلوية كبيرة ومتعددة بين خلايا النسيج الوسطي (شكل 5-44). وفي الأوراق المغمورة نجد أن الأوراق في الغالب لا تتمايز إلى نسيج عمادي ونسيج اسفنجي.

وبعض الأنواع النباتية يمكن أن تنمو إما في الماء او على الأرض، وتظهر اشكالاً ورقية مختلفة. هذه الظاهرة ستناقش بالتفصيل فيما بعد.

النباتات الصحراوية (Xerophytes)

في الأنواع النباتية التي تنمو في البيئات الجافة، أو في البيئات التي لا يتوافر فيها الماء فسيولوجياً، بعض الصور التركيبية أيضاً شائعة وأوراق مثل تلك النباتات سميكة إلى حد ما وجلدية، وطبقة الأدمة جيدة التكوين وبها شعيرات كثيرة. والنسيج الوسطي الجيد التمايز أيضاً موجود، وفي الغالب توجد أكثر من طبقة واحدة من النسيج العمادي (الاشكال 5-24 و 5-34). وجدر خلايا البشرة وتحت البشرة كثيراً ما تكون ملجننة، وتوجد طبقة مميزة تحت بشرية. وتمتلك أوراق النباتات الصحراوية نظاماً وعائياً كامل التطور وفي الغالب توجد الكثير من



(شكل 5-44) قطاع عرضي للورقة الطافية لزنبق الماء. فراغات هوائية واسعة موجودة في النسيج الوسطي لنبات الماء. النسيج العمادي بدأ في النمو. القصيبة متفرعة في الفراغات الهوائية. 150x.

الاسكلرنشيمة، إما على هيئة قصيبيات أو ألياف (شكل 5-34 ب و 5-45). والورقة ربما تكون اسطوانية أو ملفوفة. وهذا التنظيم يقال عنه إنه يحمي الثغور، وربما أيضاً يوجد في أخاديد (الأشكال 5-45 و 5-46)؛ ولكن في بعض الأنواع النباتية للحلفاء Carex، نجد أن الثغور تقتصر في الغالب على السطح السفلي وبالتالي تكون أكثر تعرضاً عندما تنثني الأوراق إلى أعلى[359].

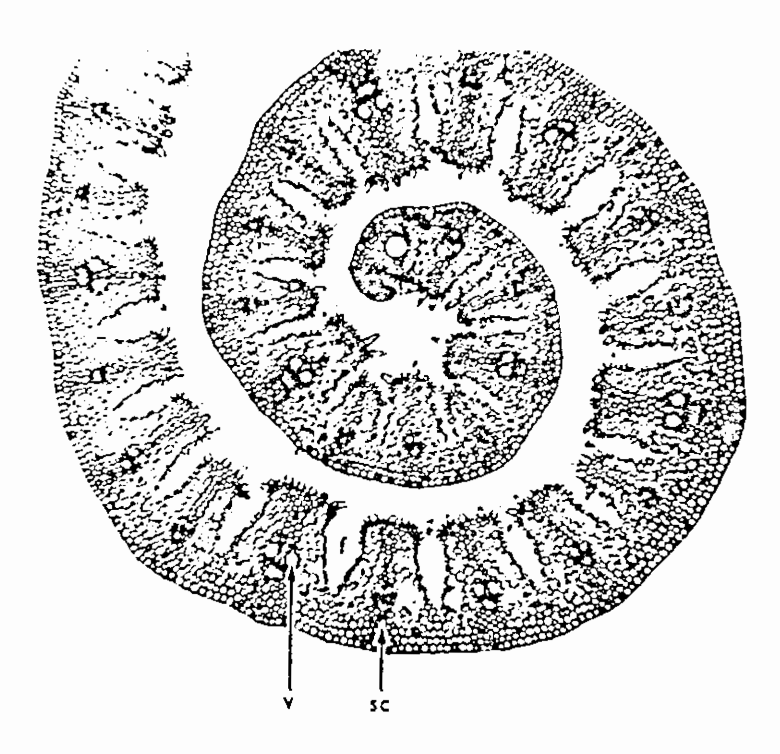
أوراق بعض النباتات الصحراوية، على سبيل المثال أنواع نباتات السيدوم وبعض النباتات الملحية (التي تنمو في الظروف التي يوجد فيها الماء الملحي بوفرة ولكنه غير متوافر بسبب الظروف الاسموزية)، لحمية، وتحتوي على أنسجة تخزين الماء بوفرة. وهذا يتكون في الغالب من خلايا كبيرة رقيقة الجدر. وهناك أدلة بأن تغليظ الورقة في ورقة النباتات الملحية هو استجابة إلى تركيز كلوريد الصوديوم.

أوراق الشمس والظل (Sun and Shade Leaves)

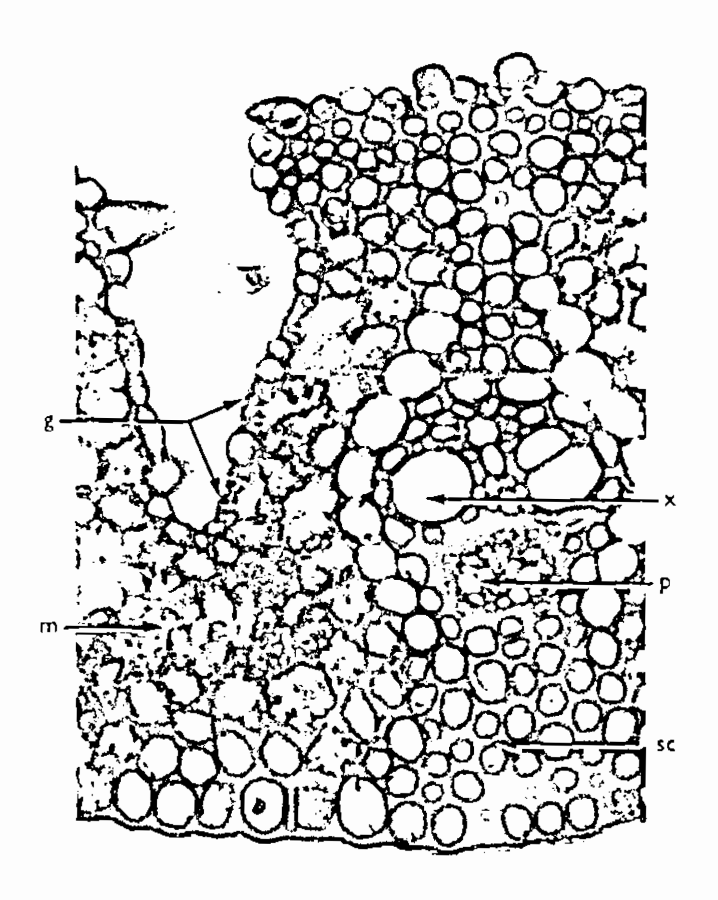
ويختلف تركيب الورقة أيضاً في البيئات المعتدلة طبقاً لشدة الضوء، الذي ينتج عنه تمايس أوراق الظل والشمس في النوع الواحد. وأوراق الشمس في الغالب

سميكة وأكثر تمايزاً من أوراق الظل من الأنواع، وشعيراتها كثيرة، ولكن مساحة نصلها أصغر، ربما يكون غائر التفصص. ولقد وجد في دراسة الأوراق من مناطق مختلفة ومن نفس الشجرة أن تركيب الورقة يتحور كثيراً طبقاً لكمية الظل [585]. ومتوسط حجم خلايا النسيج العمادي أقل من 60%، ومتوسط النسيج الإسفنجي 40% في المناطق الكثيرة الظل.

وفي النباتات الجزوعة (أو قليلة التحمل) التي تنمو في اصص وتحتجر لكي تعطي لها نسب معروفة ومختلفة من الضوء الطبيعي نجد أن الأوراق أكبر عندما تنخفض كمية الضوء؛ والعروق أيضاً واسعة الانتشار [262]. وفي أوراق الشمس نجد أن النسيج العمادي جيد التكوين وعمودي الشكل، ويوجد نسيج إسفنجي مفكك التنظيم؛ وفي أوراق نباتات الظل نجد أن النسيج الوسطي الإسفنجي واسع

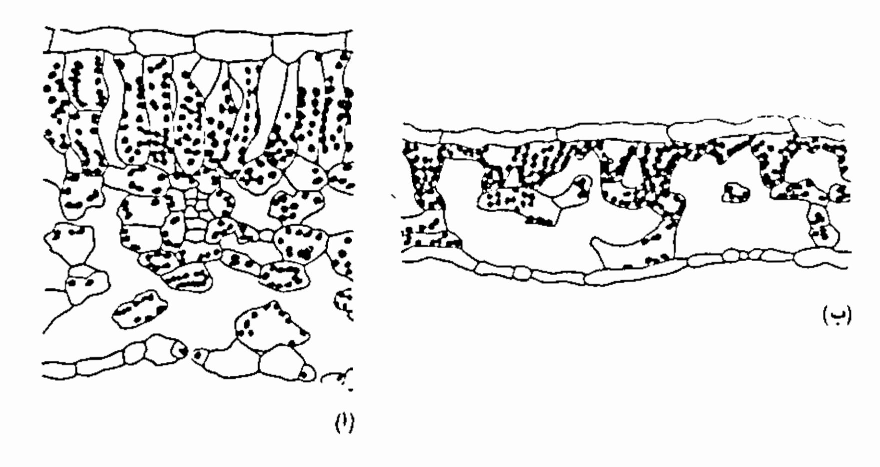


(شكل 5-45) قطاع عرضي للورقة الملفوفة لعشب الكثبان الرملية. هذه الورقة التي تتبع النباتات الصحراوية لها أخاديد (f) على السطح العلوي توجد فيها الثغور (انظر شكل 5-46. وتوجد بها سكلرنشيمة بوفرة (sc) تحيط بالنسيج الوعائي (v). 50x.



(شكل 5-46) جزء من قطاع عرضي لعشب الكثبان الرملية (انظر شكل 5-45). الخلايا الحارسة اصطبغت بصبغة داكنة (g) ويمكن رؤيتها في الأخاديد. والنسيج الوسطي غير متميز نسبياً. سكلرنشيمة بوفرة (sc) تحاط بالحزم الوعائية، تتكون من الخشب (x) العلوي واللحاء (p) سفلي. 300x.

الانتشار (شكل 5-47). ومن المهم أن Hyghes وجد أن ذلك النشاط المرستيمي متشابه في النوعين من الأوراق، والامتداد الكبير لورقة الظل ناتج عن الفروق في التركيب عند النضج. ومن ناحية أخرى، لاحظ Dosta'l [150] في فروع بعض الأشجار المعرضة إلى الشمس أو الظل أن منشأ الورقة عكس التحديد في البرعم. ويتضح أن الآليات المختلفة تستخدم هنا؛ في الشجرة، كما يتضح أن التأثيرات البيئية تؤثر في الطور المبكر لنمو الورقة، بينما نجد في النبات العشبي أن تأثير الظل ربما يكون في الأطوار الأخيرة للنمو، حيث إنه في هذه الحالة سوف ينمو منشأ الورقة فقط في جزء من نصل واحد، بدلاً من نموه لفترة أطول. والمطلوب إجراء تجارب أخرى على هذا الموضوع.



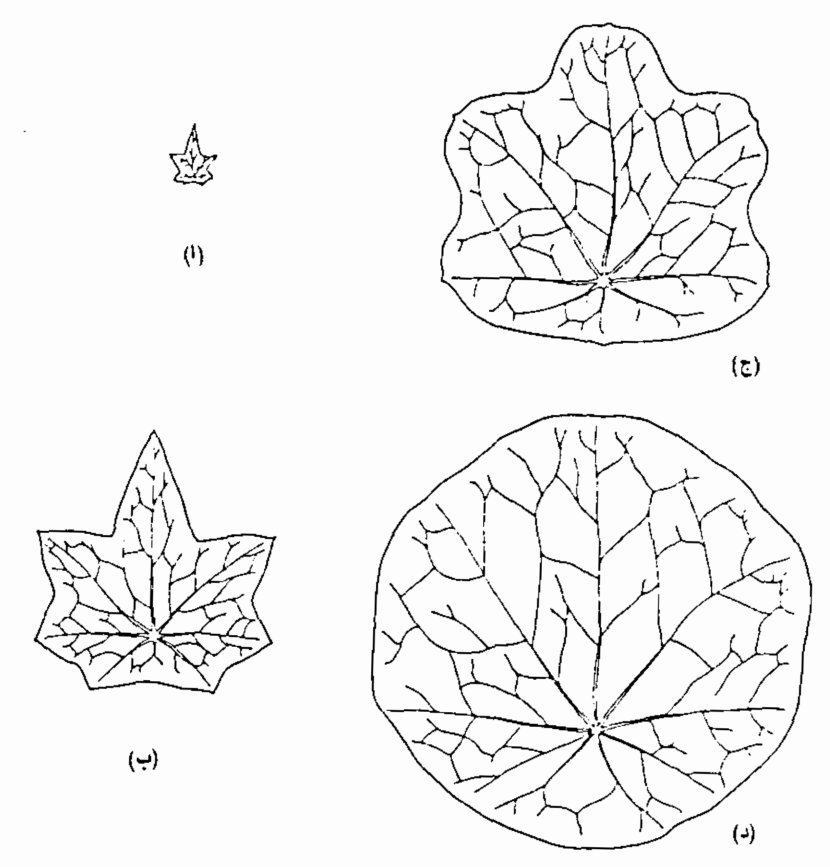
(شكل 5-47) قطاع عرضي لنصل أوراق Impatiens من نباتات حفظت في (ا) ، ضوء كامل، و (ب) . 7% ضوء نهار. الورقة المظللة أكثر نحافة وخلايا النسيج العمادي قصيرة واقل تمايزاً.

(From Hughes, [262] Fig.5. -.165. published by permission of Linneau Society of London).

التحكم في شكل الورقة (Control of Leaf Form)

ليس هذا مكان المناقشة التفصيلية لاختلافات شكل الورقة، الذي سبق شرحه في مكان ما. على سبيل المثال، ربما يرجع القـارىء إلى أبحاث Faster [184] عـلى البراعم الحـرشفيـة والأوراق الخضريـة، ودراســات Allsopp عـلى النمــو المتبـاين [12] و [10] والأشكال الأرضية والمائية [11].

ومهما يكن، فظاهرة التباين الورقي heterophyll (وجود أكثـر من شكل ورقي في النبات الواحد)، وخاصة بما يعرف بنمو وتركيب الورقة. الأشكال المختلفـة للورقـة، عموماً، مـا هي إلا نتيجة تبـاين المرستيمـات المختلفة المستخـدمة في نمـو الورقـة. والتبـاين الورقي هـو إظهار الظـروف المتغيرة، إمـا البيئية أو أثنـاء التطور العـرقي للنبات. وهذا نـوقش أيضاً في street و Öpike من هـذه السلسلة [497]. وتـأثير بعض العوامل الأخـرى على شكـل الورقـة يمكن أن يرجـع أيضاً إلى تـأثيرهـا على بعض المرستيمات. على سبيل المثال، في أنواع التهجـين لنبات *Tropacolum majus*، وجـد أن شكل الورقة يتم التحكم فيه أساساً بـواسطة اثنـين من الجينات (أو المـورثات) التي تؤثر على تمايز انقسام الخلية في الطور المبكر (شكـل 5-48) [581]. ونتيجة لهـذه الدراسة استنتـج أن الفروق في شكـل الورقـة ما هي إلا نتيجـة الفروق في معـدلات النمو في الأبعاد المختلفة متأخراً في النمو. ولقد حدد النمط أثناء فترة انقسام الخلية



(شكل 5-48) أوراق Tropoeolum. (ا) ورقة الحداثة. (ب) - (د) أوراق مهجنة بين T. peltophorum, T. majus، الجين U في غياب L ينتج أوراقاً دائرية مفصصة. (b) المجموعة الوراثيـة Lu. (ج) lU. (د) LU أو Lu.

(From Uhaley and Wholey, [581] Figs. 1-4, p.195).

مبكراً جداً في التطور العرقي إلا أن الفروقات الشكلية لم تظهر في تلك المرحلة. وهذا ربما يفسر لماذا أوراق بادرات القمح التي منع عنها انقسام الخلية بواسطة أشعة جاما تتشابه في الشكل مع البادرات العاديـة [230]، ومنذ ذلـك الحين أمكن تصـور أن الانقسامات المبكرة في الجنين قبل المعاملة بالإشعاع قد ارتسمت بشكـل الورقـة إلى حد ما، والانقسامات الأخيرة أقل أهمية. ويعتمد شكل الورقـة على النشـاط النسبي للمـرستيمات المختلفـة أيضاً وقـد ولد بـواسطـة الأوراق النحيفـة النصـل «خيط ـ الحداء» التي تنمو في نباتات الدخان المصابة بفيروس تبرقش أوراق الدخان. وأوراق خيط ـ الحداء متماثلة قطرياً، بدون نصل، وناتجة عن سكون المرستيم الحافي [501].

تأثيرات العوامل البيئية على شكل الورقة

(Effects of Environment Factors on Leaf Shape)

الضوء ودرجة الحرارة كلاهما ربما يؤثران على انقسام الخلية وتمددها في نمو منشأ الورقة [130 ، 131 ، 180] والمستويات العالية للإشعاع ربما تقلص من مساحة الورقة.

الأوراق الخضرية والحرشفية (Foliage leaves and cataphylls)

في الكثير من النباتات الخشبية المعمرة، تغطي البراعم بواسطة أوراق حرشفية أثناء فصل الشتاء. وهكذا تنتج قمة الغصن سلسلة متعاقبة من حراشيف البرعم والأوراق الخضرية، استجابة إلى العوامل الفصلية، مثل طول النهار، في البيئة. وفي بعض الأنواع، تتكون في الوسط بين الأوراق الخضرية وحراشيف البرعم. ووجود مثل هذه الأشكال الوسطية قاد Goebel [216] إلى اعتبار أن حراشيف البرعم هي الأشكال المكبوحة للأوراق الخضرية. ومنذ 1880 أوضح [215] أنه إذا أزيلت الأوراق من الأغصان، فإننا نجد أن المنشأ الذي هو عبارة عن حراشيف البرعم ينمو كأوراق خضرية، أو، إذا أجريت عملية إزالة الأوراق متأخرة في الفصل، نجدها تنمو كأشكال وسطية. ولقد أجرى بحاث آخرون تجارب مشابهة. وكما أشار Foster [184] إلى أن هذه الأدلة والأدلة الأخرى تقترح أن المنشأ قادر في البداية على التطور في عدة مسارات ولكنه يستجيب إلى العوامل الداخلية والخارجية التي ربما تؤثر على نموها. ونتيجة لذلك أوضح [186 ، 187] في سلسلة من التجارب على نبات الجوزية أن النمو المتفرع للأوراق الخضرية والحراشيف قد ترسخ في الوقت الذي يصل فيه طول المنشأ بين 90-190 مليميكرون. وبالطبع، عند 90 مليميكرون حيث يكون السيتوبلازم عميق الصبغة والانقسام الخلوي سريعاً، كما سبق أن اقترح أن المنشأ سوف يكون ورقة خضرية. ونتيجة لذلك هناك نمو واضح للسطح المجاور للمحور مؤدٍ إلى زيادة في السمك. وعلى النقيض، من الحراشيف الفعالة نجد أن النمو الحافي قد بدأ في الوقت الذي يصل فيه طول المنشأ 90 مليميكرون ويتوقف النمو القمي مبكراً [186]. وفي المنشأ الذي قدر له لينمو كشكل وسطي أو انتقالي نجد حدوث كل من النمو الحافي والنمو العلوي، إلى حد ما مخالفاً [187]. وفي التوت نجد أن منشأ حراشيف البرعم والأوراق الخضرية غير متميزين بالتحديد إلى حين وصول طولها لـ 70 مليميكرون على الأقل. [117 ، 118] وفي النرجس يتشعب نمو الحرشفة والأوراق الخضرية فقط عندما يصل طول المنشأ إلى حوالى 1 مليمتر، معتمداً على ما إذا كان انقسام الخلية متمركزاً عند قاعدة النصل أو في الغمد [138].

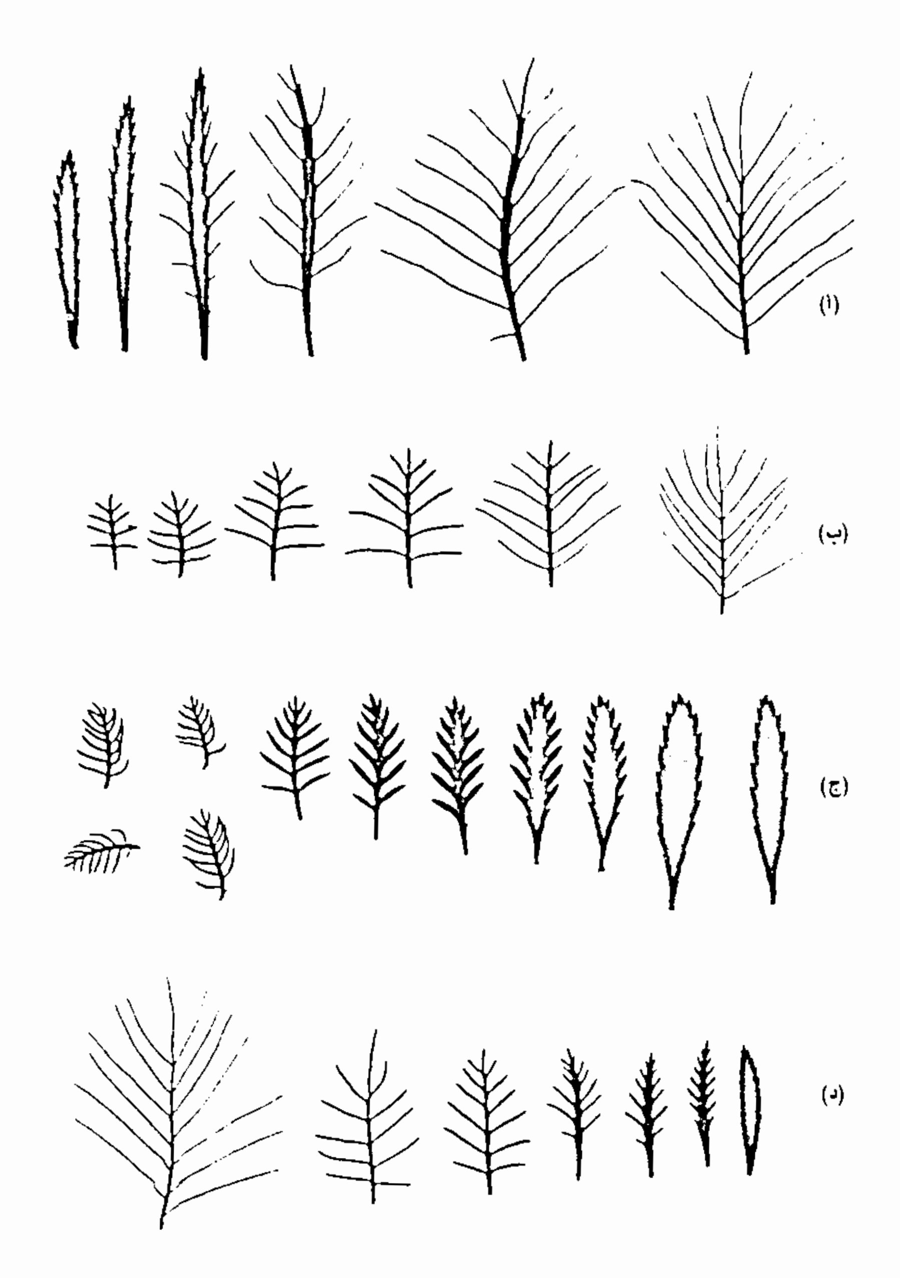
وهكذا، يتضح، أن نمو المنشأ كحراشيف أو كورقة خضرية يعتمد على توزيع النشاط بين المرستيمات القمية والعلوية والحافية؛ وهذا يمكن أن يتأثر بواسطة العوامل الفصلية مثل طول النهار ودرجة الحرارة وبواسطة تأثير الأوراق المسنة.

الأشكال الأرضية والمائية:

(Land and water forms: Proserpinaca and Ranuculus)

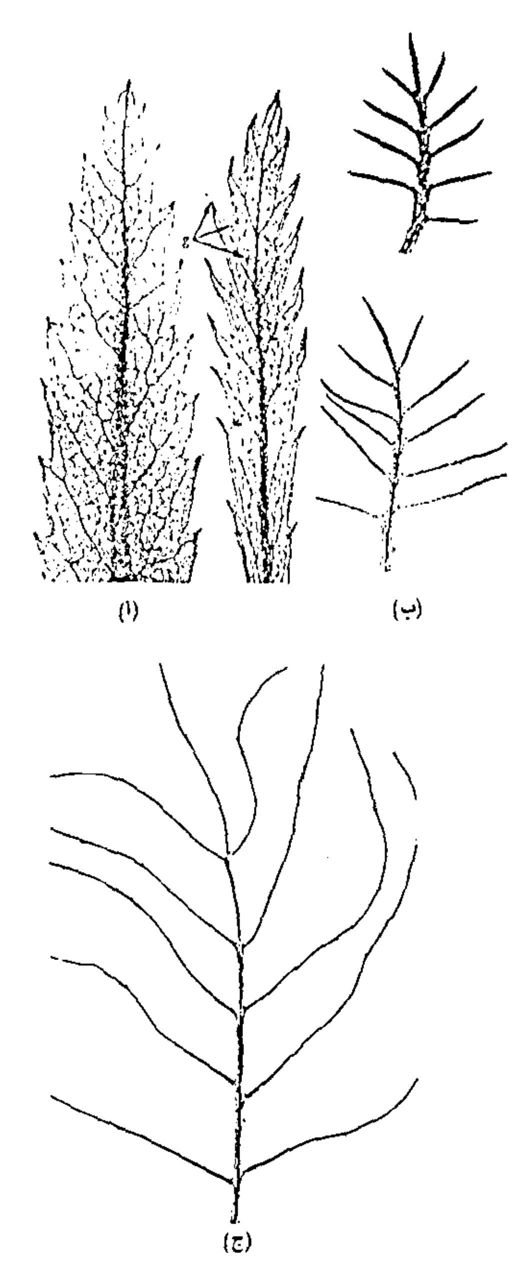
وكما سبق ذكره، إن بعض الأنواع النباتية تمتلك أشكالاً مختلفة من الورقة إذا غمرت أو نمت إما على الأرض أو بطفو أوراقها فوق سطح الماء. والفروق بين الأوراق المغمورة الهوائية غالباً ما تكون واضحة؛ وكلاهما ربما يحدثان على نفس الغصن، كنتيجة مباشرة إلى العوامل البيئية. وفي نبات proserpinaca أوضح McCallum [354] في سنة 1902 أنه إذا كانت قمم الغصن الموجودة مباشرة تحت سطح الماء فإننا نجد أن شكل أوراق الماء العالية التشريح قد تمت؛ وإذا كانت فوق سطح الماء مباشرة تنمو الأوراق الهوائية المسننة الحافة. ولقد اتضح فيما بعد أن تكوين الأوراق المشرحة يمكن تحفيزها بنمو النباتات الهوائية تحت النهار القصير؛ وبنموها تحت ظروف النهار الطويل تكون النباتات أوراقاً رمحية مسننة. وبعد المعاملة بحامض الجبرليك، نجد أن النباتات في النهار القصير تقترب من نوع الورقة الرمحية المسننة [133، 544]. وحديثاً، اتضح أن نوعاً أخر من الورقة يمكن تحفيزه إما بغمر الأغصان أو بتغيير ظروف طول النهار (شكل 5-49). وفي النهار الطويل، والضوء العالي الشدة، تكون الأغصان المغمورة أوراقاً متمددة [452].

وفي proserpinaca، تختلف الأوراق المغمورة والهوائية كثيراً ليس في الشكل فقط (شكل 5-50) ولكن أيضاً في التركيب الداخلي. الأوراق الهوائية الرمحية، الممتدة تمتلك طبقة واحدة من النسيج العمادي و 3-4 طبقات من النسيج الوسطي الإسفنجي، وثغوراً على كلا السطحين. وعلى النقيض، الأوراق الريشية المغمورة تمتلك في الغالب 3 طبقات من النسيج الوسطي غير المتمايز وقليلا من الثغور أو قد لا توجد بها ثغور. كما تختلف أنماط التعرق أيضاً. وقمة الغصن وكذلك النمو المبكر لمنشأ الورقة لكلا النوعين متشابه؛ وتتكون الفصوص قاعدياً عند حافة الورقة لكلا النوعين. وبعد أن يصل المنشأ إلى ارتفاع 500-600 مليميكرون ولها 5 أزواج من النصوص (في البلاستوكرون الخامسة لأوراق النهار الطويل أو عند 10 أو 11 في أوراق النهار القصير)، ويتشعب النمو [452]. ويتضح أن العوامل البيئية المختلفة تعمل على مدى النمو الحافي في محور الورقة وعلى وضع القمة والنمو الحافي لفصوصه أو رويشاته.



(شكل 5-49) سلسلة من الأوراق الانتقالية لنبات proserpinaca تكونت على الأغصان المعرضة الى التغيرات المتقطعة للبيئة. الورقة المسنة على يسار كل شكل. (أ) الانتقال من النهار الطويل (Ld) إلى النهار القصير (sd) تتكون ورقة مغمورة. (ب) نهار قصير هوائي إلى SD مغمور. (ج) sp هوائي إلى ID هوائي. LD (د) مغمور إلى LD هواء.

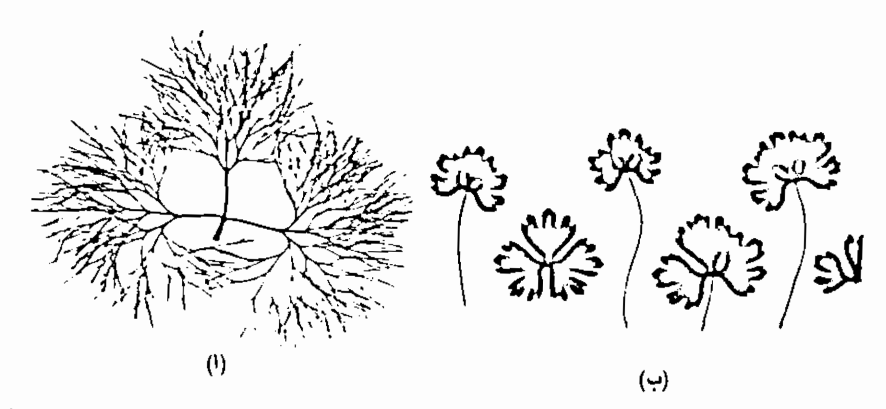
(From Schmidt and Millington, [452], Fig.3, p.268).



(شكل 5-50) أوراق واضحة proserpinaca، تظهر الاختلاف في شكل الورقة طبقاً إلى البيئة.
(أ) الأوراق الممتدة للأغصان الهوائية LD، تظهر الغدد الداكنة (g) على السطح السفلي وعبر الحافة
(ب) أوراق النهار القصير SD الريشية. يوجد عرق واحد في العرق الوسطي وكل فص من الورقة. (ج) ورقة النهار القصير SD المغمورة.

(From Schmidt and Millington, [452], Figs 19-21, p.275).

وفي الأنـواع المائيـة الأخرى، الحـوذان، والتي فيها الأوراق المغمـورة المشرحـة تختلف كثيراً عن الأشكال الهوائية (شكـل 5-51 أ و د)، ودرجة الحـرارة المنخفضة يمكن أن تحفز نمو الأوراق المشرحة على النباتات الأرضية. ومرة أخرى نجد أن قمم الأغصان المغمورة والنباتات الهوائية متشابهة، ويعتقد أن العوامل البيئية تعمل على معدل تكوين الفصوص في الأوراق النامية، وتؤثر على انقسام الخلية مباشرة [60].



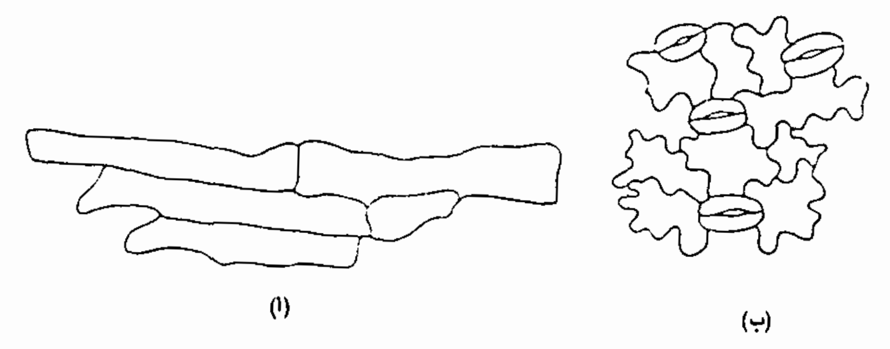
(شكل 5-51) شكل الورقة في الحوذان (أ) الورقة المشرحة من السلمية السابقة للغصن المغمور طبيعياً.
(ب) الأوراق المفصصة التمدد من السلمية السابقة للأغصان الأرضية التي تتكون طبيعياً.
(From Bostrack and Millington, [60] Figs. 1 and 2. p.4).

واللغز المحير للعلاقة بين طول النهـار والغمر المشرح فـوق لنبات proserpinaca، وقد درس بواسطة cook [108] في الحوذان. وفي هذا النوع، تحـدث ثلاثـة أشكال من الورقة: المغمورة، والأوراق المشرحة كلية، والأرضية، وتحتـوي الأوراق المشرحة عـلى قطع قصيرة في الهواء تحت النهار الطويل؛ وتتكون الأوراق المفصصة والطافية كليـة تقريباً في النبـاتات المغمـورة تحت النهار القصـير. وربما تتكـون الورقـة المشرحة أو الكاملة على نفس القمة من البلاستوكرونات اللاحقة. ومرة أخرى، تعتمد الفروق على كمية وموقع النشاط في المرستيمات الحافية. ولقـد أوضحت التجارب العـديدة أن في النهار القصير (10 ساعات من الضوء أو أقل) ينمو النوع المغمـور فقط من الأوراق المشرحة، بغض النظر عن ما إذا كانت تنمو مغمورة أو عـلى الأرض. وفي 14 ساعـة من الـدورة الضوئيـة، تتكـون الأوراق المشرحـة فقط، ولكن هـذا النـوع المغمـور في النبـاتات المغمـورة والنوع الأرضي في النبـاتات التي تنمـو في الجو الجـاف. وفي 16 ساعة دورة ضوئية، تتكون أوراق كاملة على القمم المغمورة، والأوراق المشرحة للنوع الأرضي على القمم الموجودة فوق سطح الماء. وهكذا نجد في هذه الحالة أن الماء يحدد شكل الورقة فقط تحت الدورة الضوئية الطويلة (أي النهار الطويل)، وليس له تـأثير

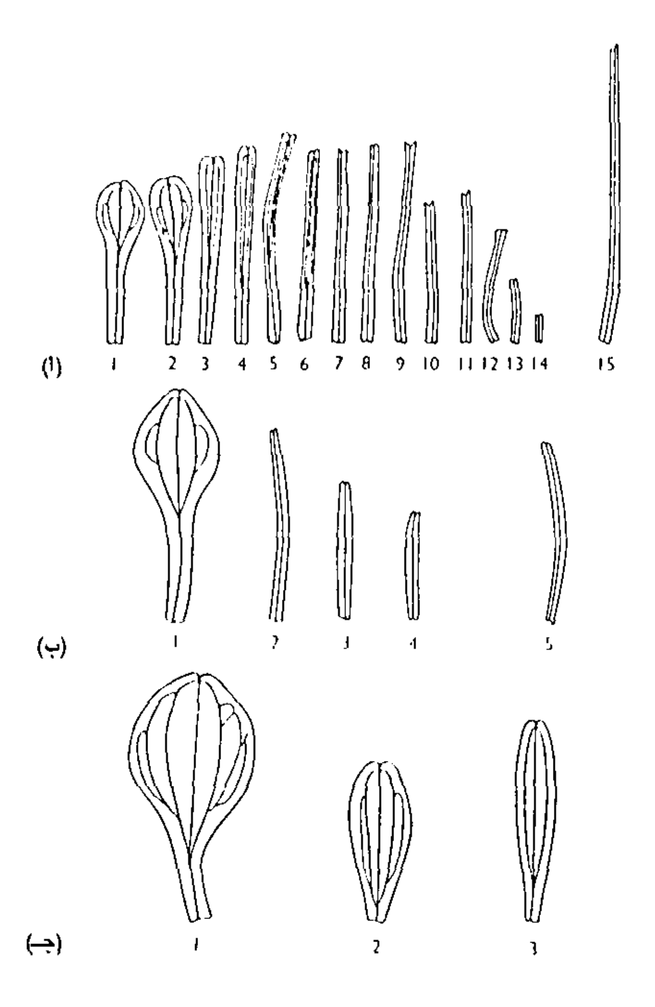
تحت النهار القصير. واعتقد cook أن اللدونـة في شكل الـورقة يسمـح هذا النـوع باستخدام كلا الفرقين للطبيعة الثابتة والمتغيرة. وتأثيرات هذه العوامل المختلفـة على نمو المرستيمات الحافية لم تدرس مباشرة، وتركت حقلا يبشر بدراسة لاحقة.

تجارب على كاليتريكا Experiments on Callitriche

بعض أنواع الأجناس المائية لنبات كاليتريكا، مثـل C. Intermedia تحتوي عـلى أوراق حـداثـة طـويلـة، الشكـل التي تثبت النبـاتـات المغمـورة. وتـوجـد بـالأوراق الطويلة ثغور قليلة، وخلايا البشرة طويلة وعرق واحد. والأوراق بيضيـــة، والأشكال الطافية أو الأرضية، توجد بها ثغور على السطـح العلوي، وخـلايا البشرة متسـاوية الأقطار تقريباً وعروق عديدة (الأشكال 5-52 و 5-53). ومرة أخرى، لا يوجد فرق في حجم أو تركيب قمة الغصن في الشكلين من النباتات [289]. والتغيرات في شكل الورقـة التي ينتجها الغصن يمكن حتها بغطس الأغصـان، أو بالسمـاح لهـا بـالوصـول إلى سطح السائل؛ ولقد تم التوصل إلى نتائج مشابهة باستعمال نبـات Hipuris [356]. وفي تجربة باستعمال كاليتريكا نقلت الأوراق البيضية، لـلأكاليـل الطافيـة لثلاثـة أنواع نباتية إلى مـراكز مغمـورة في ماء منسـاب (جار). وبعـد 1-2 شـهر تحـورت الأوراق الموجودة على أغصان نوعين من النباتات إلى ورقة طويلة ولها عرق واحد بينما النوع الثالث C. stagnalis أصبحت أوراقه أكثر نحافة ولكن لا زالت تحتفظ بثلاثـة عروق (شكل 5-53)[287]. منشأ الورقة الفتية للأوراق الطويلة والاكاليل البيضية متشابـه في الشكل؛ والمنشأ الرابع أو الخامس من القمة التي توضح الفـرق الواضـح الأول في الشكـل، ووجود العـروق الثلاثـة في المنشأ الـذي أصبح أوراقـاً بيضية، وافتـراض الشكل المميز.



(شكل 5-52) خلايا البشرة من السطح العلوي لأوراق Cullitiche، أخذت من النقطة الوسطية في الورقة عند السلمية 11. (أ) من الأوراق الشريطية للغصن. (ب) من الأوراق البيضية للغصن.
(From Jones, [289], Fig.5. p.100).



(شكل 5-53) أوراق من الاوراق البيضية للاغصان Collitriche التي غمرت في ماء جار لمدة شهر أو اكثر. (أ) c. Intermedia، 1-14 أوراق من السلميات المتتابعة بعد شهر واحد من الغمر. 1 الورقة البيضية الأصلية؛ 15 مجموعة من الاوراق من النبات المغمور لمدة 3 شهور. (ب) c. obtusangala. 1-4 مغمورة لمدة شهر واحد. 1 الورقة البيضية الاصلية؛ 2-4 الاوراق المتلاحقة من الغصن الإبطي الناجي؛ 5 الورقة الناجية من المحور الاساسي 3 شهور بعد الغمر (جـ) C. Stagnalis. 1-3 مغمورة لمدة شهرين. 1: ورقة بيضية مغمورة؛ 2 ورقة ممتلئة على المحور الاصلي؛ 3 الاوراق الشريطية التي تتكون على أي من الاغصان.
(From Jones, [287], text. Fig.1, p.229).

وفي C. Intermedia من المحتمل عكس التغير في الشكل وحث الأوراق البيضية من الأكاليل المغمورة تكون أوراقاً طويلة بغمرها في 30% من ماء البحر [288]. وهذه الأوراق تشبه حدوث الأوراق البيضية العادية في توزيع الثغور وشكل خلية البشرة،

ولكنها تحتوي على عرق واحد فقط. والتغيرات في شكل الورقة يتضح حدوثها في طور متأخر من نمو الورقة. ويتضح من هذه التجارب أن غطس أو صعود أكاليل النبات يؤثر على مدى النمو الحافي في الأوراق النامية؛ والدراسات اللاحقة للتأثيرات النسبية للفروق في الضغط الأسموزي على انقسام الخلية وتوسعها ربما يكون مهذباً. ومن المهم أن الأوراق القرصية لنبات C. stagnalis المعاملة بهرمون حامض الجبرليك تشبه تلك الأوراق المتكونة عادياً من الأنواع المغمورة [355]. هذه الأنواع لا تنتج حقاً أوراقاً طويلة عند الغمر. والأوراق التي تكونت بعد المعاملة بحامض الجبرليك أظهرت زيادة شبه الطول / العرض حوالى 50%.

تجارب على المارسيلا Experiments on Marsilea

سرخس المارسيلا، الذي يمتلك أوراقاً يانعة رباعية التقسيم، أيضاً قد تعرضت لدراسة شكل الورقة. وأوضح Allsopp [5] أن الجراثيم النامية في المزرعة المعقمة في وسط يحتوي على 5% جلوكوز نتج عنه شكل ورقة الأرض، بينما تلك الموجودة على الوسط نفسه ولكنها تحتوي على 1 و 2% جلوكوز كونت شكل ورقة الماء. وتختلف هيئة أوراق الأرض عن هيئة أوراق الماء (المغمورة) في الشكل، ووجود الثغور على السطح السفلي وكذلك السطح العلوي، وشكل خلايا البشرة. وهيئة ورقة الماء يمكن حتها في النباتات التي تنمو في 4% جلوكوز ـ الذي سوف ينتج عادياً الهيئة الأرضية ـ بإضافة الجبرلين إلى الوسط [6]. ومن هذه التجارب وغيرها، استنتج Allsopp [7] أن تركيز السكر داخل الأنسجة هو العامل الأساسي، وهذا يتأثر بواسطة المتغيرات الأخرى.

وباستعمال أنواع مختلفة من المارسيلا والضوء المستمر، وجد Gaudt [200] أن النباتات الموجودة في 5% سكروز في الوسط السائل أعطى لنوع الورقة المغمورة أكثر من هيئة ورقة الأرض.القصر بواسطة الظلام أو الأشعة فوق ـ الحمراء ثم يليها النمو في الضوء المستمر أدى إلى تكوين هيئة ورقة الأرض في الوسط نفسه. وهذا يحدث في كلتا الحالتين في الأوراق على النباتات وبواسطة الأوراق المعزولة في المزرعة [201]. ولقد أشار Gaudet إلى أن منشأ كلا النوعين من الأوراق متشابه إلى حين الطور المتأخر من النمو وأن الفروق ما هي إلا نتيجة لنشاط المرستيمات الحافية. وهكذا، يمكن تحوير هذا النشاط بواسطة العديد من العوامل المختلفة.

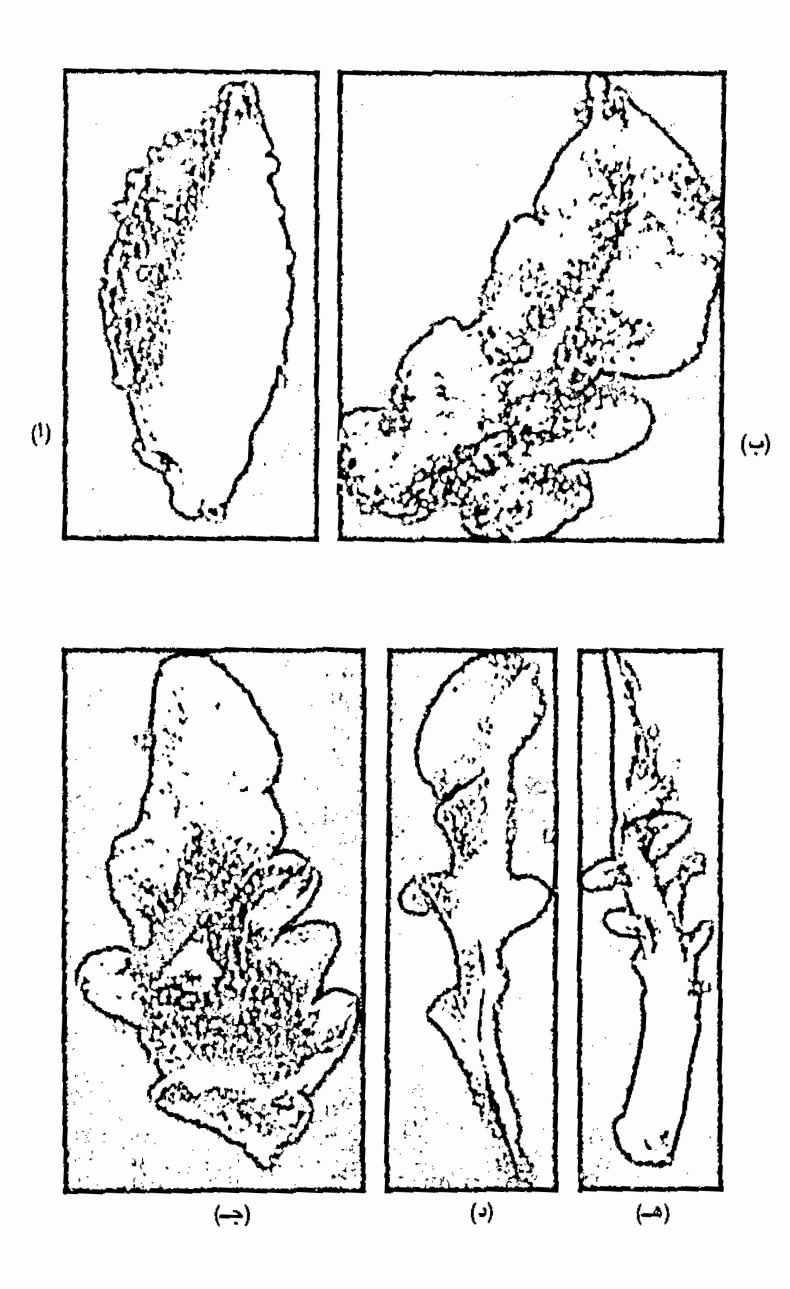
تأثيرات العوامل الهرمونية على شكل الورقة

(Effects of hormonal Factors on leaf shape)

وكما سبق ذكره إن حامض الجبرليك يمكن أن يؤثر على شكل الورقة. ومن المعلوم انه يعمل ذلك في العديد من الأنواع النباتية، وفي الأنواع المختلفة ربما يحفز الفصوص أو الأوراق كلية [125]. لم يكن واضحاً، ما إذا كان حامض الجبرليك يعمل مباشرة على الورقة النامية أو ما إذا كانت التأثيرات يتم التوسط فيها عن طريق الغصن الذي يحملها. تجارب المزارع التي استعملت فيها النباتات كاملة ومنشأ الورقة المعزول ساعدت في الإجابة على هذا السؤال، حيث وجد أن الجبرلين اثر على منشأ الورقة حتى إذا عزلت من الغصن. لقد أوضحت التجارب الحديثة التي استعمل فيها نبات الشوك أنه إذا نما النبات كاملاً في مزرعة معقمة على وسط يحتوي ح أ الأوراق الناضجة تبقى بسيطة ولا تصل الهيئة المفصصة لنباتات الكنترول. وإذا نقلت النباتات التي تنتج أوراقاً مفصصة من وسط الكنترول إلى وسط به ح أ، فنجد أن الأوراق التالية بسيطة وكاملة [175]. إذا قطع منشأ الورقة فرادى ثم زرعت في مزرعة، كل إلا أن الرابعة الأصغر تنمو كأوراق مفصصة (شكل 5-54). وإذا زرع مشابه في وسط يحتوي على ح أ، يكون المنشأ فصوصاً قليلة وطويلة كثيراً (شكل 5-55). وتقترح النتائج أن ج أ اثر على خط انقسام الخلية في المرستيم الحافي؛ وربما أيضاً يؤثر على استطالة الخلية. هذه التأثيرات ناتجة عن استطالة العنق وتخفي بعض منشأ الفص [176].

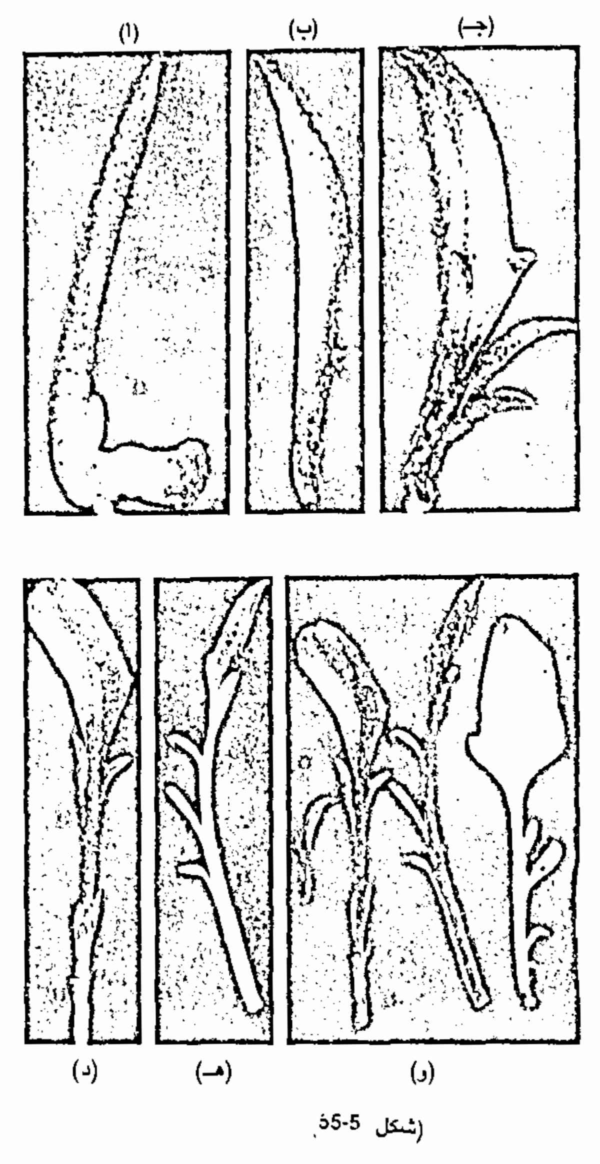
وفي بعض أنواع السنط أوراق الحداثة، أوراق مركبة، ريشية، بينما الأعضاء الخضرية البالغة أعناق ورقية كاملة. وفي السنط الأعناق الورقية مساوية إلى عنق ومحور الورقة الريشية [47] أن عنق الورقة العمودي المميز الذي يشبه النصل قد يكون نتيجة للنشاط الطويل للمرستيم العلوي (شكل 5-11). ونتيجة لذلك تفلطح عنق الورقة في الخط القطري، أكثر من المماس، إلى قمة الغصن. ويستمر نشاط المرستيم المجاور للمحور (العلوي) إلى أن يصل ارتفاع المنشأ من 1000-1500 مليميكرون. ويتلو النمو البيني وانقسام المرستيم. وقد أكدت المقارنة بين الأوراق الريشية المتضاعفة والأشكال الانتقالية أهمية النمو النسبي للمرستيم المجاور للمحور ومنشأ الوريقة، ومن المحتمل أن الأخير هو نتيجة نشاط المرستيم الحافي.

ومعاملة الأغصان التي تحمل الأعناق الورقية لنبات A. melanoxylon بالجبرلين تنتج عنه زيادة في معدل النمو ونمو أوراق الحداة الريشية بدلاً من الأعناق الورقية الكاملة [54]. ولقد اعتبر أن تكوين الأوراق الريشية يرجع إلى زيادة معدل نمو



(شكل 5-54) منشأ ورقة centaurea s' قطعت من النبات ونمت في وسط غذائي معقم لمدة 1.5-2 شهر. (أ) منشأ الورقة الاصغر الثالثة، p_2، عند وقت القطع، فشلت في النمو، أي فصلت من المزرعة. 50x. (ب) p_5، التي كونت فصوصا في المزرعة. 15x (جـ) p_6. (d) p_7. 12x. (د) p_{10}. الترجمة المصغرة لفص الورقة البالغة. 3x. قارن شكل 5-55.

(From Feldman and Cutter, [176], Figs.11, 14, 15, 17 and 22, p.43. (c) 1970 by the University of Chicago, all rights reserved).



(شكل 5-55)

(شكل 5-55) منشأ ورقة centaurea المقطوعة من النبات ونمت لمدة 1.5-2 شهرين في وسط مغذى المضاف إليه هرمون X_3 -. تأثير الهرمون تثبيط عدد الفصوص، في المنشأ المسن لتحفيز استطالة الفصوص وكل المنشأ. قارن شكل 5-54. (أ) عمر المنشأ p_5، المنشأ الأصغر، عند وقت القطع. لا تتكون فصوص. تحتوي الفصوص على مخطاف في القمة ولها نمو يشبه الكالاس عند القاعدة. 10x. (ب) p_7 لا تتكون فصوص بجانب تلك الفصوص التي تكونت وقت القطع 12x. (جـ) p_9، 10x. (د) p_{10} 3x. (هـ) p_{11} 3x. (و) من اليسار إلى اليمين p_9، p_{10}، p_{11} و p_{12} بالتكبير نفسه. المنشأ المسن نما إلى حد كبير نسبياً من p_9. 2.5x.

(From Feldman and Cutter,[176] Figs.24, 28, 32, 33, 34 and 36, p.45. (c) 1970 by the University of Chicago, all rights reserved).

الغصن، ولكن من المحتمل أن الجبرلين يؤثر على الكميات النسبية للنمو العلوي والحافي في منشأ الورقة المفرد. وتجارب مزارع منشأ الورقة المقطوعة للسنط ألقت الضوء على هذه المشكلة الهامة.

التغيرات التطورية العرقية في شكل الورقة
(Ontogenetic changes in leaf shape)

الكثير من النباتات تظهر نمواً متباين الأصل .heteroblastic deve، التغير في شكل الورقة مع العمر. وقد اعتبر أن هذه التغيرات تعكس زيادة الحالة الغذائية للنبات التام. ونتائج العديد من التجارب تتشابه مع وجهة نظر العوامل الغذائية التي تؤثر على نمو الورقة ويتم التوسط فيها من خلال تأثيرها على قمة الغصن، وخاصة حجمها. [10، 12] وشكل منشأ الورقة الفتية المقطوع والمزروع في وسط غذائي يتأثر كثيراً بكمية السكروز في الوسط [499]. منشأ الورقة الفتي لنبات centaurea، أيضاً، قادر على الاحتفاظ بالنسخة المصغرة البالغة، للهيئة المفصصة عندما تقطع قبل تكوين منشأ التفصص وتزرع معزولة (شكل 5-54) [176]. وبغض النظر عن اكتشاف الورقة المقطوعة، والعوامل في كل النبات التي تنظم معدل نمو الورقة من المحتمل أن تكون هامة في التحكم في شكلها [499]؛ وتأثيرها يجب أن يكون على نشاط ومدة نشاط المرستيمات المختلفة في منشأ الورقة التام. وتتطلب الحاجة إلى دراسات أكثر دقة على نشاط المرستيمات في الأوراق.

الشيخوخة والسقوط (Senesence and Abscission)

ومهما يتبع مسار نمو الورقة، وأيما شكل يحققه (أو يحرزه)، ففي النهاية يمر بالشيخوخة ويفصل، ويسقط من النبات. وفي أنواع النباتات المتساقطة الأوراق السقوط هو ظاهرة فصلية؛ وبما يسمى بالأنواع الدائمة الخضرة وتفصل الأوراق الفردية بعد سنة أو أكثر من النمو والتطور، ولكن لا تسقط كل الأوراق مرة واحدة. والشيخوخة عبارة عن عملية لم تفهم بالكامل إلى الآن.

ونشاط الأوراق والأعضاء المحددة الأخرى يتم تنظيمها ليس فقط بواسطة التغيرات الموجودة بداخلها ولكن أيضاً بواسطة التفاعل مع الأجزاء الأخرى للنبات [77]. ونتائج سلسلة إحدى التجارب التي بحثت فيها التفاعلات بين أجزاء نباتات الفاصوليا أيدت نظرة أن الشيخوخة المتعلقة بالعوامل (من المحتمل سيتوكينينيات) الناتجة في الجذور تحتاجها الأوراق لتكوين البروتين، تشتق من

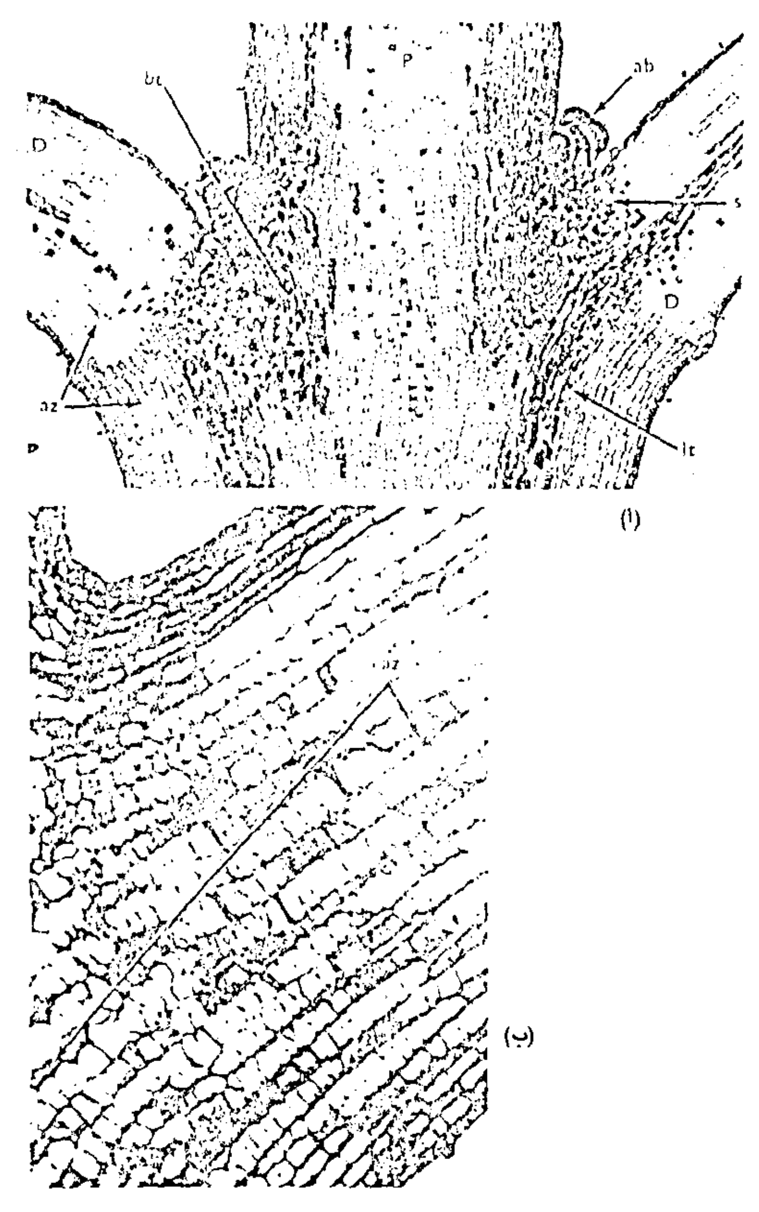
الأوراق عندما توجد الفواكه النامية، وينتج عنها شيخوخة الورقة [571]. والآليات المستخدمة في الشيخوخة لا زالت عالية التضارب.

وتتميز شيخوخة الورقة في الغالب باصفرار الأنسجة وبواسطة التغيرات الكيموحيوية المصاحبة، مثل تقليل الفعالية أو نقص تركيب RNA والبروتين. أثناء فترة الشيخوخة ربما يُحدث أنماط مختلفة ومتعددة من التحولات الغذائية [467].

وتركيبياً، التغيرات المهمة المتعلقة بالشيخوخة هي تلك التغيرات التي تحدث وقت السقوط. ولقد درس هذا الموضوع أيضاً في كتاب آخر من هذه السلسلة [497]. وفصل الورقة في الغالب يتبع الشيخوخة أو الجرح. وينظم السقوط بواسطة الهرمونات والمثبطات المتعددة؛ لا العملية نفسها ولا تأثيرات هذه المواد على التغيرات التركيبية مفهومة بالكامل. ويشتمل السقوط أساساً، على نصل الورقة من الساق أو المنطقة القاعدية للعنق بواسطة فصل أو تفسخ الخلايا، والتكوين المتلاحق لطبقة الحماية المسوبرة تحت السطح المعرض. وتوجد منطقة الانفصال abscission zone عند قاعدة العنق (شكل 5-56 أ و ب). وفي الغالب يمكن تمييزها بواسطة لونها الشاحب؛ وفي بعض الأحيان أيضاً متقلصة. وداخلياً، تتكون منطقة السقوط من منطقة صغيرة، من الخلايا الرقيقة الجذر توجد بها مسافات بينخلوية قليلة أو قد لا توجد (شكل 5-56 ب). والنشا في الغالب غير موجود أو يوجد بكميات صغيرة. ومع ذلك يوجد بوفرة في المناطق المجاورة. والألياف ربما تكون صغيرة أو غير موجودة [2]. وتتكون منطقة الانفصال في درجات مختلفة طبقاً للأنواع. ويمكن اعتبارها كمنطقة انتقالية من التركيب غير المترابط (أو المتقطع فجأة) [575]، وفي بعض الأحيان تعتبر منطقة ضعف.

وتتكون طبقة الفصل Separation Layer النموذجية في المنطقة البعيدة عن منطقة الانفصال [2]. ويترسب النشا في الغالب في هذه المنطقة. وربما تتمركز المواد مثل السيوبرين واللجنين في المنطقة المتعددة الطبقات الخلوية التي تقع تحت منطقة السيوبرين [576]. وطبقة الحماية، التي تقلل من تعريض سطح الجرح بعد الفصل، هكذا تتكون.

وفي الفاصوليا القزمية توجد زيادة كبيرة أثناء الانفصال في عدد التيلوز في العناصر القصيبية التي تتكون في منطقة الانفصال. وهذا يصاحبه تحلل الكالوز من العناصر الغربالية في هذه المنطقة. وتزداد هذه التغيرات بالمعاملة بالمواد التي تحفز الانفصال وتقل بالمعاملة بالمواد التي تثبطها. ولقد اقترح أن وجود العدد من التيلوز ربما يسبب ضغط الماء في الأنسجة البعيدة عن طبقة النصل، بينما يسهل انحلال



(شكل 5-56) مناطق النصل في القطن. (أ) قطاع طولي للنبات المقطوع يوضح مناطق السقوط. D، الأبعد؛ p، الأقرب؛ ab، برعم إبطي؛ az، منطقة السقوط؛ bt، مسار الفرع؛ it، مسار الورقة؛ النصل. 25x.
(From Bornmaan, C.H. (1965)).
التأثيرات الهستولوجية والكيمياء النسيجية للجبرلينات والأكسين على السقوط.
(ph. D. desertation, University of California, Davis Fig.16) (ب).
قطاع طولي في *العقدة الفلقية* للقطن يوضح منطقة السقوط (az) .75x.
(From Bornman et. at., [58] Fig. 2, p.126).

الكالوز تحريك المـواد إلى الأنسجة القريبـة، وهـذه التأثـيرات تساهم في شيخـوخة التمـركز الخلـوي في منطقة الانفصـال [460]. لقـد وجـد Bornman [55] أن الانفصـال السريع يحفز في الأنسجة المنقولة للقطن، مستعملاً منظمات السقوط المختلفة، يتكون تيلوز قليل. واستنتج أنه على الرغم من وجود علاقة بين الانفصال وتكوين التيلوز إلا أنها ليست علاقة عرضية.

وربمـا يحدث الفصـل بتحلل الصفيحـة الوسطى، وبتحلـل كـل من الصفيحـة الوسطى وجدار الخلية الابتدائي، أو بواسطة التكسير الآلي مستخدماً العناصر غـير الحية [575]. وبذلك يتوجه الانتباه ناحية التغيرات في جدار الخلية وفي الأنزيمـات التي تذيب البكتين والمكونات الأخرى لجدار الخلية. وفي الفاصوليا، زيادة نشاط البكتنيـز تسرع في الفصل وتغييرات جـدار الخلية شـوهدت بـالمجهر الالكتـروني تنسجم مع تحلل البكتين [369]. ولقد اعتبر أن تحلل البكتين وحـده غير كـاف للفصل. وفي القطن، نجد أن كلا من المواد البكتينية والهيموسيليولـوز قد أزيلت من طبقـة الفصل أثنـاء الانفصال. وإزالة المواد البكتينية ربما يتبعها تكسر مكونات الجدار الابتدائي، ممـا ينتـج عنه التمـزق. ويعمل حـامض الأبسيزيـك على تمـركـز الانحـلال البينخلـوي ومكونات جدار الخلية [56، 69]. ومشاهدة الروابط البلازمية المتفرعـة في خلايـا منطقة انفصال عنق الزهرة تقترح أن الانحلال بين الخلايا ربما يحدث في هذه المراكز [275].

لقـد كان معـروفاً منـذ سنوات أن الأكسـين المرتحـل من فصل الـورقـة يؤخـر الانفصال. (وهذا حقيقة بالنسبة للفواكه النامية؛ انظر فصل 7). والأنسـجة المنقولة، والتي تتكون من قطع من السـاق التي تحمل عنقـاً أو أكثر والتي قُطِّـع منها نصـل الـورقة، استعملت في معظم التجـارب التي استعملت لدراسـة الانفصـال، حيث إن انفصال عنق الزهرة يمكن إسراعه بإزالة نصل الورقـة. وفي أنسـجة القطن الحـديثة النقل، نجد أن منطقة الانفصال الافتراضية لا تختلف تشريحياً عن المناطق المجاورة للعنق، ولكن يحـدث الانفصال في حـوالي 60 سـاعـة، ويتبعه العـديـد من التغـيرات التركيبية [58]. ويمكن معاملة الأنسـجة المنقولـة بسهولـة بواسطـة المواد الهـرمونيـة المختلفـة ومشاهـدة تأثـيرها. ولقـد حذر Jacobs [270]، من أن استيفـاء النتائـج من الأنسـجة المنقولة إلى النبات المتصل ربما لا يكون صحيحاً دائماً.

وطول النهار ربما يؤثر على الانفصال، فالنهار الطويل يعوق الانفصال أمـا النهار القصير فيسرع فيه. على الرغم من أن غالبية الأنواع المتساقطة الأوراق هـي نباتـات المنطقة المعتدلة والتي فيها سقوط الورقة ربما يكون تأقلماً لظروف الشتـاء مناسبـة، وبعض نباتات المناطق الاستوائية أيضاً تظهـر السقوط الفصـلي للورقـة. ولقد تبـين

حديثاً أن تظليل ورقة النبات الاستوائي المعمر plumeria هو استجابة إلى ظروف النهار القصير. وتقطّع الليلة الطويلة يمنع فصل الأوراق الخضرية [372] وهذه الآلية ربما تعطي للنبات الحماية ضد فصول الجفاف.

وقبل انفصال الورقة يوجد خفض في كمية الأكسين في الورقة ونقص في منحدر الأكسين عبر منطقة الانفصال [2]. (قارن تأثير الأكسين على تكوين الكامبيوم الفليني في الساق، نوقش في فصل 4، ص 28). وكلما تقدمت الورقة في العمر، توجد تغيرات في فعالية واتجاه انتقال الأكسين في العنق [270]. وتحت بعض الحالات، وخاصة مع الأنسجة المنقولة، الأكسين المضاف يمكن أن يحفز الانفصال؛ وهذه التأثيرات تبعثرت بالنسبة إلى حث إنتاج الأثيلين [195]. وقد أجريت الكثير من الدراسات التجريبية باستعمال الأثيلين. وحديثاً فإن الهرمون الذي يسرع في الانفصال، أطلق عليه حامض الأبسيريك (ح أ ب)، الذي تم عزله من الثمار الفتية للقطن [391]، والأجزاء الأخرى للنبات. هذه المادة هي مثبطة للنمو وتؤثر أيضاً على السكون والمظاهر الأخرى للنمو والتطور. ومن هذه الناحية فإن التقرير المتعلق بالإشعاع المحفز لطفرة Corchorus olitoruis، والذي يوضح كلا من تعويق معدل النمو وزيادة معدل الانفصال، يعتبر مهماً [463]. المستخلص الخام للماء لأوراق الشيخوخة للطفرة يعجل (أو يسرع) الانفصال في سلالة الآباء، مما يقترح حدوث مواد تعجيل الانفصال في أوراق الطفرة. ولقد سجل حديثاً [312] أن جزءاً من مستخلص (يعتقد أنه جزء بروتين) يرقات خنفساء القطن عجلت من انفصال أزهار القطن وخلصت الأعناق من الاتصال. والبروتينات الأخرى، عندما تحقن بالعملية نفسها، ليس لها مثل ذلك التأثير. ويعتقد أن مواد تحفيز الانفصال من المحتمل أن تكون بروتيناً ينطلق إلى برعم الزهرة عندما تطرح اليرقات شعرها. وتتغذى خنفساء القطن عادة وتضع بيضها في براعم أزهار القطن. وأن ملاحظات وضع البيض تؤدي إلى انفصال البراعم الزهرية التي حثت هذا العمل.

ومنظمات السقوط المختلفة أو التوازن بينها، بوضوح تسبب التغيرات التركيبية المتزامنة مع سقوط الورقة، وقد أجريت دراسة قليلة لتوضيح تأثيراتها التشريحية. وباستعمال الأنسجة المنقولة للعقدة الفلقية لنباتات القطن، تبين [58] أن حامض الأبسيزيك، ومثبط النمو الفوسفون، و ج أ كلها تعجل الانفصال. وإندول حامض الخليك يعوق الانفصال. وفي كل الأنسجة المنقولة، ومن بينها الكنترول، تحدث بعض الزيادة في عدد الخلايا في منطقة الانفصال التي تقع قبل الانفصال. وهذا يزيد بواسطة ج أ ويثبط بواسطة ح أ ب، ويحدث تكوين التيلوز في كل المعاملات، ويحفز باندول حامض الخليك. وهذه المعاملات أيضاً تؤثر على سلوك النصل. وفي الكنترول

تتمزق اجزاء الجـدر البريكلينيـة، إما عبـر الجـدر الحـديثة التكـوين أو من خلال الخلية الحديثة التكوين، وتبعثر محتوياتها أيضاً. وباستعمال ح أ ب لا تتكون طبقة فصل محددة ويتم الفصل بواسطة انحلالي التكون لتحطيم الخلايا؛ وباستعمال ح أ تتكون منطقة الفصل ويوجد انشطار في الصفيحة الوسطى.

إذا أضيف ح $أ_3$ إلى السطـح البعيد المقطـوع للساق، بـدلاً من الأعناق المقطـوعة للنسيـج المنقول، فـانفصال العنق يعجـل كما يحفـز أيضاً انفصـال الساق [57]. وفي الغالب لا يحدث الانفصال عاديـاً في الساق ولا تتكـون منطقة انفصـال. وفي السوق المعاملة بالجبرلـين على منطقـة الانفصال بـواسطة نشـاط طبقة الانفصـال؛ الفصل يشـابه مـا يحدث في العنق. وفي بعض الأنـواع، مثل نبـات رعى الحمام psoralea argophylla، يحدث فصل الساق عادياً [37]، مما ينتج عنه في هـذه الحالـة فصل كـل الجزء الهوائي لنبات رعى الحمام بواسطة الـرياح. وفي هـذه الحالـة تتمايـز منطقة الانفصـال داخل المـرستيم البيني في سلمية واحـدة أو أكثر قـرب مستوى الأرض. وانقسـام الخلية يسبق انفصـال الساق (ولكن لا يسبق انفصـال الورقـة)، وتتحول المركبات البكتينية في منطقة الصفيحة الوسطى إلى حالات ذائبة وفصل الخلية يأخذ مجراه. ويتضح أن هذه الآلية تحمل على الأقـل التشابـه السطحي إلى تلك المحفـزة بواسطة ج أ في أنسجة القطن المنقولة، وعلى ضوء تأثـيرات الجبرلـين على المـرستيم البيني (انظر فصل 3) يتزامن الفصل مع هذه المرستيمات في هذه الأنواع، والتنظيم الهرموني للسقوط في ساق رعي الحمام ربما يستحق البحث.

ولقد أوضحت دراسات كيميا النسيج والتصوير الإشعاعي الذاتي لتـوزيع RNA من خلايا الانسجة المنقولة للفاصوليا عن وجود فروق قليلة في البـداية بـين الخلايـا القريبة والبعيدة من منطقة تكوين الفصل [575]. وبعد أن يصل عمـر النسيج المنقـول 24 ساعة تحدث زيادة في RNA النواة والنوى في الخلايا القريبة مبـاشرة من منطقة الانفصال. هذا النمط من التمركز يبرز بالمعاملة بغاز الإثيلين، الذي يحفز الانفصال، لمدة 4 أو 8 ساعات بعد فترة الشيخوخة. ويوجد أيضاً انخفاض في كمية البروتين في خـلايا القشرة البعيـدة من منطقة الانفصـال، وزيادة في الخـلايا القـريبة من هـذه المنطقة. والزياة في RNA والبروتين بعد المعاملة بـالإثيلين كثـيرة التمركـز، ومقصورة على 2-6 طبقات من الخلايا. وبعد المعاملة بالإثيلـين يتوقف انقسـام الخلية وتتبعثـر خلايا القشرة ثم تتحلل الجدر العرضية الحديثة التكوين. ومن الواضح أن المعاملـة بالإثيلين تبعثر تنظيم التغيرات التشريحيـة في الأنسجة المنقـولة وتعجـل من سلسلة الحالات التي ينتج عنهـا فصل الخليـة. والزيـادة في RNA والنقص في البروتـين في الخلايا ربما يكون عـادياً قبـل الانفصال. ولقـد اقترح أن إضـافة الإثيلـين تصبح

مؤثراً فقط بعد أن ينخفض مستوى الإثيلين الداخلي في النسيج المنقول. ومن هذه النظرة، نجد أن التحكم في انقسام الخلية في الأنسجة المنقولة وسلسلة التغيرات في جذر الخلية تؤدي إلى الفصل الذي سوف يعتمد على مستوى الإثيلين في الأنسجة، ما إذا كان داخلياً أو مضافاً.

والتحكم في الانفصال عبارة عن حقل معقد وسريع التطور، وباستمرار لاقى قوة دافعة في بعض الأجزاء من العالم بسبب التخلص من الأوراق في الحروب. ودور تأثير كل من المواد الهرمونية المشتمل على الانفصال لا زال يتطلب الترسيخ. وعندما يتم التعرف على هذا، سوف نكون في وضع أحسن لتفسير التأثيرات التركيبية لكل مادة والعلاقات المتداخلة في التحولات الغذائية والتشريح في أوراق الشيخوخة.

6

الزهرة (The Flower)

الزهرة، التي توجد منفردة أو كجزء من النورة، تتكون أثناء طور التكاثر للنمو. وتنمو من قمة الغصن الطرفية أو الجانبية وينتج عنها تكبر النشاط المرستيمي لذلك المرستيم الخارجي. وهكذا نجد أن قمة الزهرة، تشبه منشأ الورقة ولا تشبه قمة الغصن الخضرية، وتمتلك نمواً محدداً. وفي بعض الأنواع، بالطبع، ربما ينتهي نمو كل النبات عند الإزهار، إذا نقلت كل قمم الغصن الطرفية أو الإبطية إلى أزهار أو نورات. والنباتات التي تموت بعد الإزهار يطلق عليها أحادي الأثمار mono carpic؛ ويعتقد أن كل المرستيمات ربما تعطي الأزهار.

والنظرة الكلاسيكية للزهرة التي يمكن اعتبارها غصناً مضغوطاً، والتي فيها السبلات والبتلات والاسدية والكرابل (والأسدية والكرابل العقيمة موجودة) عبارة عن أعضاء جانبية متعاقبة. وفي سنة 1790، قدم عالم النبات الالماني Goethe فكرة نظريته عن التحول (أو المسخ) في النباتات إن كل الأعضاء الجانبية للغصن - الأوراق، والسبلات والبتلات والأسدية والكرابل) - ببساطة ما هي إلا اشكالا مختلفة من تمثل الأعضاء الجانبية، التي يطلق عليها ورقة [16]. هذه الفكرة تدل على أن كل الأعضاء قد تكونت بواسطة قمة غصن واحدة. وفيما بعد جادل عالم النبات البلجيكي Grégoire [218] إن القمة الزهرية عبارة عن عضو فريد suigeneris (لا تصف مع الآخرين)، ولا تنشأ مباشرة من قمة الغصن الخضرية. ولقد رسخت دراسات philipson وغيره من البحاث الآخرين إنه عند الإزهار نجد أن قمة الغصن الخضرية، سواءً كانت طرفية أو إبطية تمر بتغيرات فسيولوجية وتركيبية متعددة وتتحول مباشرة إلى قمة منتجة تنمو إما زهرة مفردة أو نورة. وهكذا نجد أن الإزهار

مـا هو إلا مـرحلة في التطـور العرقي لقمـة الغصن لكل النبـات. إذا أعطت المنطقة المـرستيمية المفـردة، المرستيم القمي للغصن، أعضـاء إبطية (أو جـانبيـة) تتنـوع مرفولوجياً ووظيفياً كفلقات وأوراق (خضرية أو حرشفية) وقنابـات وسبلات وبتـلات وأسدية وكرابل، ومن المعقول الاعتقاد أنه أثناء التطور العرقي يجب أن تمر بتغيرات عميقة نوعاً ما ومختلفة. ولقد اقترح Wardlaw [557] أنه أثناء التطور يوجد استحضار متعاقب للجينات (أو المورثات) وتمر قمة الغصن خلال حالات فسيـولوجيـة مختلفة، يعبر عنها بتكوين الأعضاء الجانبية المختلفة. وكل حالة من هذه الحالات ربما تعتمد على سابقتها، مكونة بما يعرف بتعاقب بـراني النشأة (أو سطحي التكـون). ووجهة النظر المماثلة لـ Heslop-Harrison [249]، والذي اعتبر هو أيضاً أن كل طور من تطور الزهرة يمثل تعبير نسخة الجين المختلفة؛ أي، أثناء التطـور العرقي لجينـات الأزهار المختلفة تصبح منزوعة الكبح التعاقبي. ومرة أخرى ربما يكون هذا ظاهـرة سطحي التكون، والتعبير لكل مجموعة من الجينات يعتمد على المجموعة السابقة.

وتأييداً لهذه الفكرة بـأن القمة تمـر خلال أطـوار فسيولـوجية مختلفـة تأتي من المعاملات الجراحية الـدقيقة للمـرستيمات الـزهريـةً. نصف Cusik [120] مرستيمـات الـزهرة الفتيـة للبرميـولا primula bulleyana في المراحـل المختلفة من النمـو. وقـد تكونت قمم زهرية جديـدة من أنصاف القمم الأصليـة، وإذا أجري الانشطـار قبل وقت تكوين السبلات فتعطي هذه القمم أزهاراً كاملة. وإذا لم يعمـل القطع إلا بعـد الطور المتأخر من النمو، فنجد أن الأزهار الجـديدة تفتقـر إلى بعض الأعضاء عبـر الحافة المجاورة للجرح. هذه النتائج تدعم وجهة النظر التي تقول إن قمة الزهرة تمر خلال حالات فسيولوجية متعاقبة تنظم تكوين كل نوع عضـوي. ولقد تم التوصل إلى نتائج مشابهة باستعمال الأزهـار المتكونـة في الرجلـة [486] portulaca. وتشير أيضـاً دراسات البراعم الزهرية الفتية للحـوضية Aquilegia المـزروعة في وسط مغـذٍ معقم إلى إن كل مجموعة من الأعضاء الزهرية لها متطلبات خاصـة للنمو. [502، 503] ولقـد أوضـح تحليل ملحق البروتين للأعضاء الزهرية والخضرية المختلفة للتيوليب بواسطة جل اكريل أميد لهجـرة الجزيئـات الاختلافـات الكيميائيـة بين الأعضـاء الجانبيـة المختلفة، وكذلك أيضاً بين القمم الخضرية إلى طور التكاثر بأنهـا ما هي إلا تغـيرات كيميائية متعاقبة في القمة، وهي نفسها تمتلك متطلبات نمو مختلفة ومكونات كيميائية مختلفة ـ وكذلك أيضاً لها فروع تركيبية، سنشرحها فيما بعد.

والتغير من الطور الخضري إلى الطور الزهـري من النمو، يـأتي من تغير التطـور العرقي العميق في النباتات بواسطة العوامـل البيئية المختلفـة، التي لا زالت لم تفهم

جيداً. وحيث إن قمة الانتاج هي انتقال القمة الخضرية، فتظهر التغيرات الأولى في منطقة القمة ولقد توجهت دراسات كثيرة لربط التغيرات التركيبية في القمة مع المعاملات الفسيولوجية المختلفة التي تحفز الإزهار.وحتى سنة 1790 ـ ربما قبل ـ كان معروفاً «ان طور الإزهار يمكن تحفيزه أو تأخيره [16]. وباستعمال التقنية الحديثة للأصباغ، وكيمياء النسيج والتصوير الإشعاعي الذاتي، يمكن تكشف التغيرات في مرستيم القمة في غضون 16 ساعة بعد المعاملة لتحفيز الإزهار.

والعوامل الأخرى التي تحفز الإزهار معروفة الآن. ولقد تناولتها كتب عديدة. [17] ، [257] ، [447] وسنذكر هنا المقالات باختصار. كما نوقشت هذه المواضيع في كتاب آخر من هذه السلسلة [497]. يستجيب الكثير من النباتات إلى الدورة الضوئية أو (التآقت الضوئي) photoperiod، أي الأطوال النسبية للضوء والظلام في خلال فترة 24 ساعة. بعض النباتات (نباتات النهار القصير، ن ن ق) تزهر تحت النهار القصير، اي ليلة طويلة غير متقطعة، وتزهر نباتات أخرى (نباتات النهار الطويل ن ن ط) تحت النهار الطويل أي ليلة قصيرة، وهناك نباتات أخرى يطلق عليها نباتات معتدلة اليوم أو النهار ن ن م. وتتطلب بعض النباتات عدة أيام نهاراً طويلاً أو نهاراً قصيراً لكي تزهر، وكل دورة ضوئية مناسبة تعرف بالنهار. أو الليلة المحفزة. ويعتقد أن المعاملات بالدورة الضوئية تحفز تكوين الهرمون في الأوراق، الفلوجين أو هرمون الأزهار florigen، الذي ينتقل إلى القمة؛ ولكن هذا الهرمون لم يتم التعرف عليه إلى الآن. ودرجة الحرارة أيضاً ربما تكون هامة، وخاصة المعاملة بالفترة الباردة (الارتباع أو تعجيل الأزهار بالمعالجة Veranlization)، وفي بعض الأنواع القرصية يمكن أن يحفز هرمون حامض الجبرليك الإزهار. والاتحادات المختلفة من هذه العوامل ربما تكون مطلوبة.

ولكي تزهر، يجب أن تصل غالبية النباتات عمراً أو طوراً معيناً من النمو، حالة تعرف بـ «النضج للإزهار». وفي بعض الأنواع النباتية نجد أن مكان الغصن بالنسبة إلى الجاذبية مهم، وانحناء الغصن إلى الوضع الأفقي تقريباً يحفز الإزهار [334]. وهذا حقيقة بالنسبة إلى المحاصيل التجارية المختلفة، مثل التفاح والكرز، [423]، ، [569] والأناناس [535]. وتحفيز الإزهار أيضاً بواسطة الأكسين، ربما كنتيجة لإنتاج الاثيلين، وأيضاً بواسطة الأستلين [205]. وتوجد كميات ضخمة من المنشورات عن فسيولوجيا الإزهار، وللملاءمة، يميل علماء الفسيولوجيا إلى دراسة بعض الأنواع، وأخص بالذكر تلك النباتات التي تتطلب التحفيز بليلة واحدة. وبعض الحالات التاريخية للنباتات التي درست قد نشرت حديثاً [171].

أجـريت الآن محاولات لبحث العـوامل المحفـزة لـلإزهـار في القمم المعـزولـة أو الأنسجة الأخرى المحفـوظة في المـزرعة المعقمـة. على سبيـل المثال، يمكن أن يحفـز الإزهار في القمم الخضرية المزروعة لنبـات الحلفاء إذا كـان طول الـورقة 5.7 سم في النسيج المنقول. والتنبيهات الناتجة بواسطة الجذور النامية ضرورية للتفرع العـادي للنورة [478]. وقطع السلمية من نورة الـدّخان، صنف «Winsconsin» [38] تكـون كالاس في المزرعة، ويعطي الكالاس البراعم الزهرية. وبدون وجـود السكر في وسط المـزرعة يبقى المنشأ خضرياً [3]. وفي نبـات النهار القصـير للرصـاصية، يمكن الحصـول على إزهار من قطع السلمية للنباتات الخضرية الموضوعـة في النهار الطـويل، إذا حفظت القطع المزروعة في النهار القصير [379، 380]. فلا الجـذور ولا الأوراق الممتدة ضروريـة لتحفيز الإزهار. ولقد اتضح في تجارب نبات الشيكوريا أنه حتى البراعم المتكـونة في قطع مزرعة الجذر يمكن تحفيزها لتنمو كنورات [395]. وتهـدف مثل هـذه التجارب إلى ترسيخ التحولات الغذائيـة والظروف الأخـرى اللازمـة لتحفيز وتطـور المرستيمـات الزهرية.

تنمـو الأزهار أو النـورات في الغالب من القمـة الرئيسيـة للغصن أو من البراعم الجانبية، وهكذا تكون نموذجية في موقعها الإبطي أو القمي. وفي أنـواع قليلة ربمـا تشغل الأزهار مراكز الـورقة في التـوزيع الـورقي الحلزوني، أو الأمكنـة الإضافيـة الأخرى على قمة الغصن [122، 124، 419] وفي مثل هـذه الأنواع لا تبقى قمـة الغصن الـرئيسية خضريـة فقط، ولكن المرستيمـات الخضريـة لا تـوضـح الطـور الخضري الابتدائي؛ أي، ينمو المـرستيم مباشرة إلى زهـرة وفي بعض الأنواع الخشبيـة، مثل الكاكاو Theobroma cacao، تولد الأزهـار على السـاق الخشبية السميكـة نفسها؛ وتعـرف هذه الظـاهرة بمـزهر السـاق أو الزهـرة السـاقيـة *Caufiflory*. وفي بعض الحالات مثل الأزهار التي تنشأ من البراعم الإبطية تحاط بأنسجـة الساق الإبطيـة أثناء النمو الثانوي.

والتكـون التشكلي الكـلاسيكي يقسم النورات إلى أنـواع عـديـدة ـ العنقـوديـة والمحدودة والخيمية والهامة، الخ. وهذه التركيبات المختلفـة ربما تكـون غير متميـزة كما تظهر؛ وفروقها ربما ترجـع إلى اختلافـات النمو. وكمـا أشار Philipson، إلى إن الفرق بين النورات المحدودة والعنقودية هي إحدى الدرجـات، ويعتمد عـلى الكميات النسبية لنمو البراعم الطرفية والإبطية. وحتى تحليل النورات العالية التعقيد لبعض النخيل توضح في بعض الأحيان إعادة أنظمة التفرع البسيط [512]

سـواء كانت الـزهرة تحت متاعيـة hypogynous (أم مـرتفعة المبيض) (مبيض

علـوي، أي الأجزاء الـزهريـة تحت المبيض)، أم فوق متـاعي epigynous (الأجزاء الزهرية فوق المبيض)، أم محيطية periggynous (تحيط الأجزاء الزهريـة بالمبيض) ربما أيضاً تكون نتيجة تمايز نمو التخت والأعضاء الزهرية أثناء النمو. وزيادة عـلى ذلك، أزهار كل نوع، ولكن من الأنواع المختلفة، ما لا تتكون دائمـاً بنفس الطريقـة. وهكـذا لقد أشـار Kaplan [300] إلى إن الأزهار فـوق المتاعيـة للعائلـة الشـوكيـة (أو الصبير) تكوين كأس الزهرة، الناتـج من الأجزاء الـزهريـة الأخرى التي تقـع فوق المبيض، يأخذ مجراه فقط بعد تكوين الأعضاء الـزهريـة؛ بينما في الأزهـار الفوقيـة المتاع للعائلة الناقوسية نجد أن النمو العمودي لمحيط المرستيم الزهري يتجـاوز ذلك عند المركز في الطور المبكر للنمو، وقت تكوين السبلات. والفـروق بين أنـواع المبيض السفلي تعكس الفرق في الزمن الذي يأخذه البرعم الزهري ليصبح مقعراً أثناء توالد الأعضاء. وفي الأزهار المحيطية لعائلة الرجلة يحدث النمو في الخط العمودي للمحور، وينتج عنه تكوين تركيب يشبه الكأس وتتصل الكرابل بالقاعدة. وهكـذا ينمو المحيط مختلفاً عن النوع العادي الموجود في عائلة الورد.

والأزهار أيضاً ربما تكون متناسقة الأقطار (عديـدة التناظـر actionomorphic)، مثـل الحوذان، أو ثنـائية التمـاثل (وحيـدة التناظـر Zygomorphic)، مثل البـازلاء الحلوة Lathyrus. وحيثما يكون خط التماثل للأزهار الوحيدة التناظر قطرياً بالنسبـة للمحور الرئيسي للغصن، فمن السهل تخيل التماثل الفسيـولوجي النـاتج عن وجـود قنابة على جانب واحد مقابل الزهرة، والقمة الـرئيسية أو المحـور من ناحيـة أخرى؛ ولكن تماثل خط التماس أقل سهولة في التفسير.

ويقال عن الأزهار في بعض الأحيـان أنها كـاملة، إذا كـانت تحتوي عـلى كل من الأسدية والكرابل، أو غير كاملة، إذا كانت تفتقـر إلى أحد هـذه الأعضاء. والأزهـار الـوحيدة الجنس التي تمتلـك الأسديـة ولكنها لا تحتـوي على كـرابل تسمى ذوات أسدية، أما تلك التي تحتوي على كرابل ولكنها لا تحتوي عـلى أسديـة تسمى ذوات كرابل أو ذوات مدقات.

استطالة عنق الزهرة (Elongation of flower stalk)

وبعد تحديد المرستيم الزهري، يجب أن تـرتفع الـزهرة أو النـورة إلى أعلى لكي يحدث التلقيح. وهذا واضـح خاصة في الكثير من النباتات المائية المغمورة الأغصـان. على سبيل المثال، يمكن أن تستطيل حاملة نـورة زنابق المـاء إلى طول يصـل إلى عدة اقدام. والمرستيم البيني الـذي يؤثر عـلى النمو المذهل (أو الاستثنائي) مـوضح في شكل 3-10.

وجد Söding [484] تقلص عنق الزهرة لعدة أنواع عندما تزال الزهرة أو النورة، ويمكن زيادة نمو العنق مرة ثانية بوضع الزهرة المقطوعة في مكانها مع وضع الجيلاتين بين الزهرة والسطح المقطوع. وحديثاً جداً، بحث Sachs [436] التحكم في النمو البيني في عنق الزهرة الخالي من الأوراق لنبات الجريادة Gerbara. وأوضح في هذا النوع أن الاستطالة ناتجة عن نشاط المرستيم البيني الموجود تحت التخت. واستطالة الخلية وانقسامها كلاهما يساهمان في نمو السويقة (أو عنق الزهرة الخالي من الأوراق)، ولكن هذه الأنواع من النمو مفصولة بوضوح. ولقد لاحظ Sachs أن نمو السويقة يتوقف إذا قطع رأسها، أي، إذا أزيلت النورة الفتية. وبإزالة الزهرة فقط، أوضح أن التخت والقنابات يساهمان في نمو المرستيم البيني بالتأثير على انقسام الخلية، حيث إن هذا لم ينخفض بسرعة كما في السويقة المقطوعة الراس. وإضافة الجبرلين وإندول حامض الخليك يحثان نمو السويقة المقطوعة الرأس، ولكن عندما يوضعان معاً لا يستمر النشاط المرستيمي بنفس مستوى السويقة المتصلة. والتحكم العادي في استطالة السويقة المقطوعة الرأس بواسطة النورة ربما يشتمل على تركيب وانتقال مادتين على الأقل. وتعاقب مواد النمو ربما يكون مطلوباً من الأطوار المتتالية من نضج الخلية. ولقد راجع sachs [436] الدراسات الأخرى على نمو أعناق الزهرة.

الانتقال إلى الإزهار (Transition to Flowering)

لقد تركزت الكثير من الدراسات على المراحل الأولى. وعلى الخصوص، اهتم علماء التشريح حديثاً بالتغيرات المبكرة التي تحدث في القمة كنتيجة لمعاملات الحث (أو المغرية)؛ وفي هذه المراحل يقال عن القمة إنها تمر بالانتقال إلى الإزهار. والوصف الضروري للدراسات التشريحية يكون قاعدة الدراسات الحديثة التي تحاول بحث التغيرات التركيبية والكيميائية على المستوى الخلوي، بواسطة تقنيات كيمياء النسيج والتصوير الإشعاعي الذاتي والمجهر الالكتروني. والدراسات المفيدة والدقيقة لمعاملات الحث أعطت إن القمم قتلت وثبتت في وقت معين في بداية فترة الحث وبعدها. والأنواع النباتية التي تكون بعضاً من المجاميع النباتية قبل الإزهار، أما الأخرى فإنها فتحت على الإزهار بواسطة التأقت الضوئي أو المعاملة بالاستيلين، كلها استعملت في هذه الدراسة.

التغيرات التشريحية (Anatomical changes)

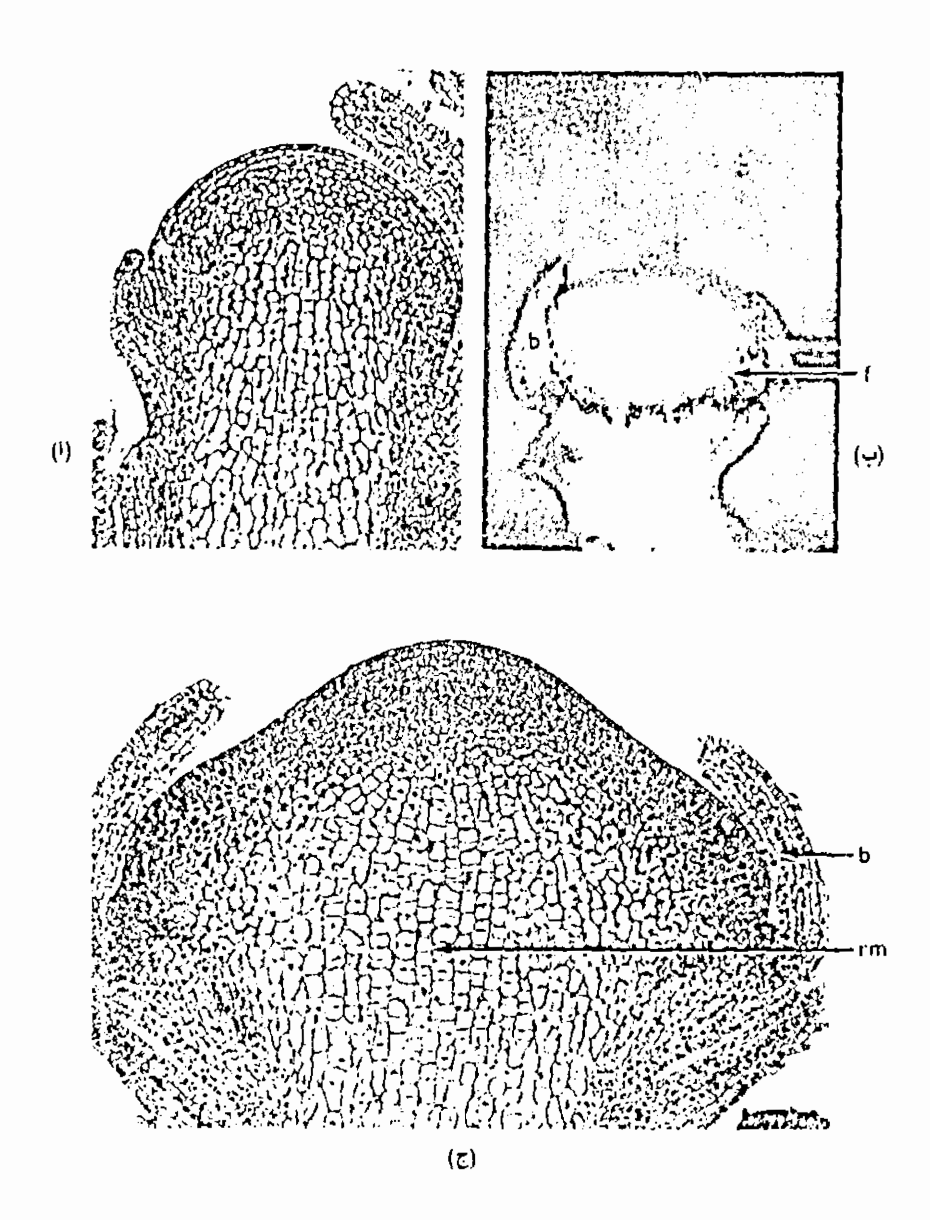
في الغالب يسبق الإزهار استطالة السلميات، وإحدى العلامات الأولى للانتقال إلى

الإزهار هو النشوء المبكر لنمو البراعم الإبطية. وفي نبات العفينة لذوات الفلقتين القصير النهار، لوحظ نمو سريع للبراعم الإبطية بعد 4 أيام قصيرة اليوم [209]. وفي عشب Loluim Temulentum، الذي يمكن تحفيره على التزهير بيوم واحد طويل النهار، ومراكز البرعم الإبطي تتحد بنشاط بنذائر الأحماض النووية وهذا النشاط لمراكز البرعم هو إحدى التغيرات المبكرة الناتجة من حث الإزهار [314].

وعند الانتقال إلى الإزهار، تتغير القمة كثيراً في الشكل عادةً وأحياناً في الحجم. وتحدث هذه التغيرات في كل من تكوين الزهرة المفردة والنورات (الاشكال 6-1 و 6-3). ويزداد نشاط المرستيم الضلعي [500]. وفي الغالب تصبح القمة أكثر طولاً ومخروطة، مثل Liriodendron. وفي نبات البردي ربما يتوسع في الخطين العمودي والأفقي [476]. وفي الاقحوان تزداد القمة في المساحة حوالى 400 مرة في غضون ساعات قليلة، أثناء تكوين الهامة، التغير الحقيقي المدهش [459].

وربط التغير في الشكل مع السابق هو النهوض في دلالة الانقسام في القمة. ومؤشر الانقسام هو نسبة الحامض النووي المشغول في الانقسام وقت التثبيت. على سبيل المثال، في كور العبيد، أحد الأنواع النباتية المستعملة في الدراسات التقليدية لحث الإزهار، شوهدت زيادة مغرية في مؤشر الانقسام خلال 24 ساعة، وفي إحدى المناسبات خلال 16 ساعة، بعد بداية معاملة الحث [507]. وفي الفربيتس phorbitis nil، نوع آخر من النباتات المعروفة جيد في دراسة الإزهار[507]؛ لوحظت زيادة نشاط الانقسام بعيداً عن المرستيم الضلعي وتحت المنطقة المركزية كما شوهدت أيضاً التغيرات الأولى في قمم العديد من الأنواع النباتية الأخرى لنباتات النهار القصير والنهار الطويل، بعد الحث [579]. وتشتمل تغيرات المستوى الخلوي على التغير في كمية توزيع الشبكة الإندوبلازمية، التي شوهدت أولاً في العفينة 3 ساعات قبل أول ليلة طويلة وبعدها. كما توجد أيضاً زيادة في عدد الديكتيوسومات لكل خلية، وربما إنزيم حامض الفوسفتيز. فهذه التغيرات ربما تكون ناتجة عن معاملة الحث نفسها، أو نتيجة زيادة معدل الانقسام الفتيلي الذي يلي الحث [207].

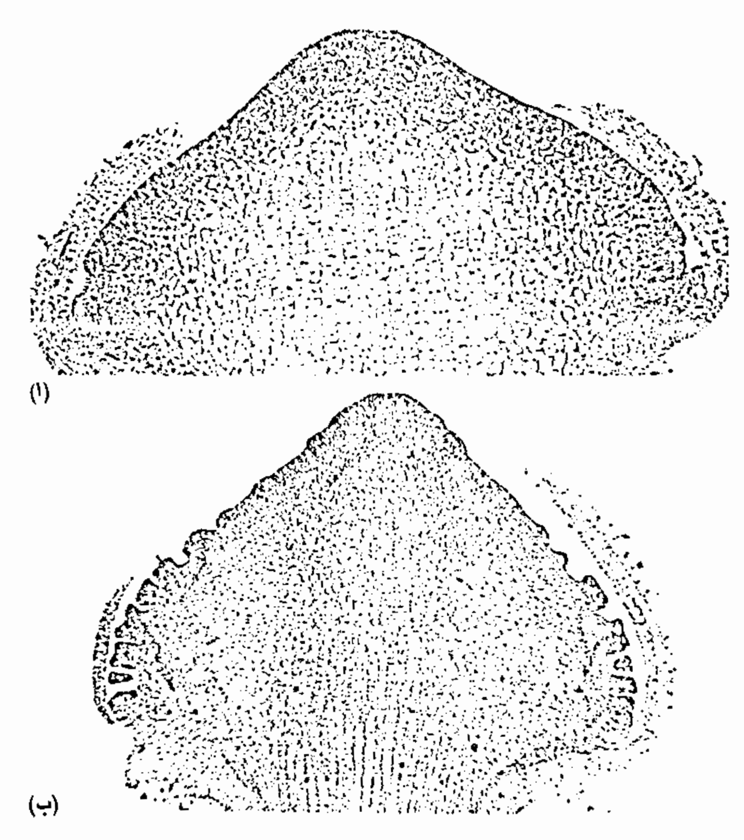
وأثناء الانتقال إلى الإزهار ربما يتحور تنظيم الجسد ـ كساء القمة الخضرية (انظر فصل 3)، وكذلك يعمل تمنطق النسيج الخلوي، إذا تميز. وتختلف التغيرات إلى حد ما من نوع إلى آخر، ولكنها متشابهة تقريباً سواء كانت النورة زهرة فردية أم مركبة. وتدريجياً تصبح الخلايا الموجودة في القلب المركزي عالية التحوصل، على النقيض من الخلايا الصغيرة الطبقات الكثيفة الصبغة التي تكون الغطاء الخارجي أو العباءة. وهذا التركيب يصبح قلب العباءة manlte-core وهو نوع من التنظيم. ويأتي مصطلح العباءة من الفرنسية manchon meristématique، الاصطلاح الذي



(شكل 6-1) نمو نورة الادريون (ا) قطاع عرضي لقمة الانتقال المبكرة جداً، والتي تشبه القبة وتحتوي على طبقتين من الكساء. 100 x. (ب) منظر جانبي للقمة الحية التي كونت قلافة القنابات (b)، البعض منها أزيلت، والعديد من صفوف الأزهار الصغيرات (f). 30 x. (ج) قطاع عرضي لقمة النورة الفتية، الذي اصبح عريضاً (قارن ا) . القنابات (b) تكونت وإن منشأ الزهرة الصغيرة الأولى قد تكون؛ المرستيم الضلعي (rm) واضح. 100 x.

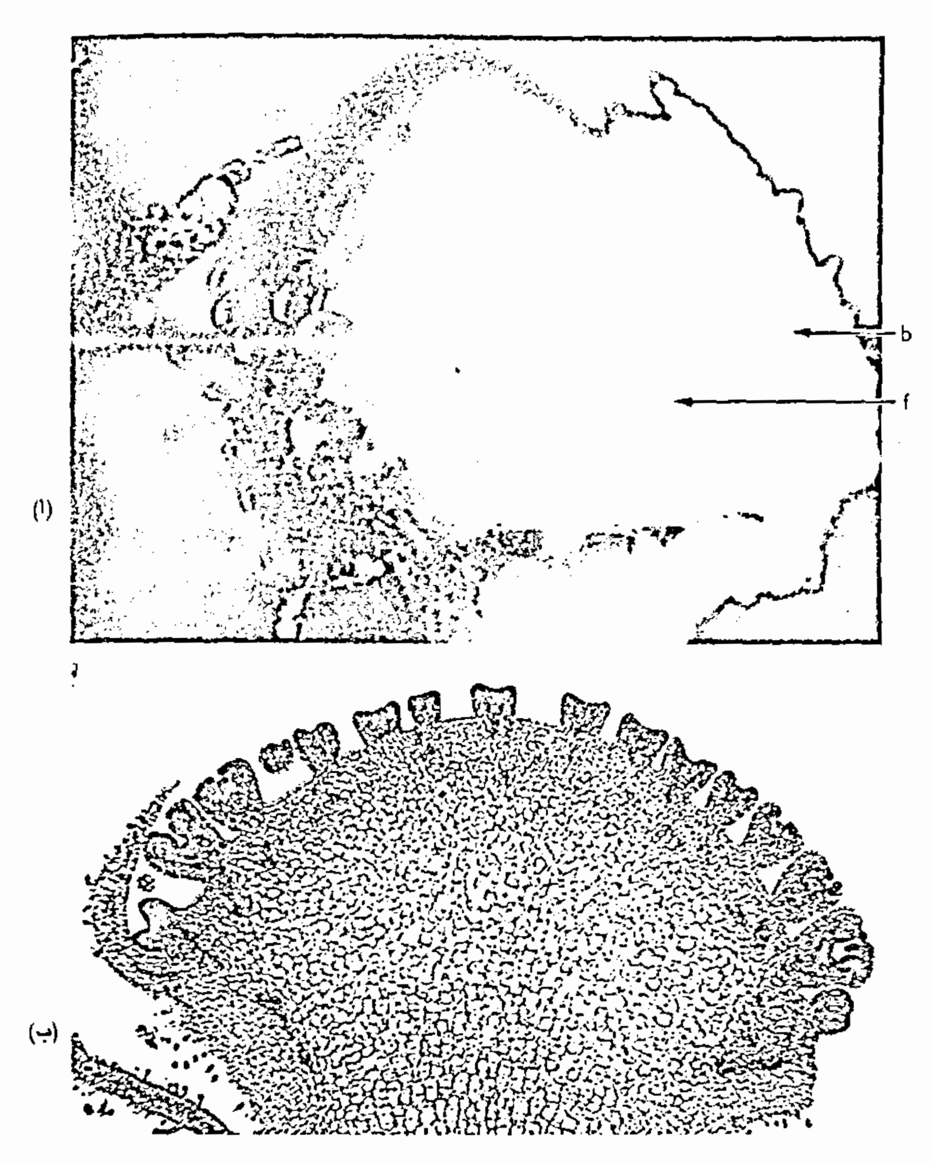
استعمله Gregoire. وفي هامة زهرة الربيع الشائعة، يقال إن العباءة تكونت بواسطة تمدد المرستيم المحيطي فوق سطح القمة [400].

وكمثال للنورة ربما تأخذ الهامة من الأدريون الشـائع. وقبـل بدايـة الإزهار وفي بداية الانتقال، نجد أن القمة عبارة عن قبة تحتوي عـلى طبقتين من الكسـاء (شكل 6-1 أ). وتنمو القمة بعد ذلك عمـودياً وأفقيـاً ثم تكون مخـروطاً عـريض ـ القاعـدة (شكـل 6-1 حـ)؛ والمرستيم الضلعي النشط مميـز بوضـوح. ومنشأ القنـابات قـد تكون، ولكن غالبية القمة السطحية لا زالت عارية. والقمة لا تبقى هي المنظم للقمـة الخضرية، ولكن ليس بها تركيب قلب ـ العباءة الواضح. وبعـد النمو الـلاحق يزداد الحجم النسبي للقلب المركزي للبرنشيمة، ويتكون منشأ الـزهرة الصغـيرة في محيط قمة النورة (شكـل 6-2). والمنظر الخـارجي للقمة في طـور مشابـه موضـح في شكل

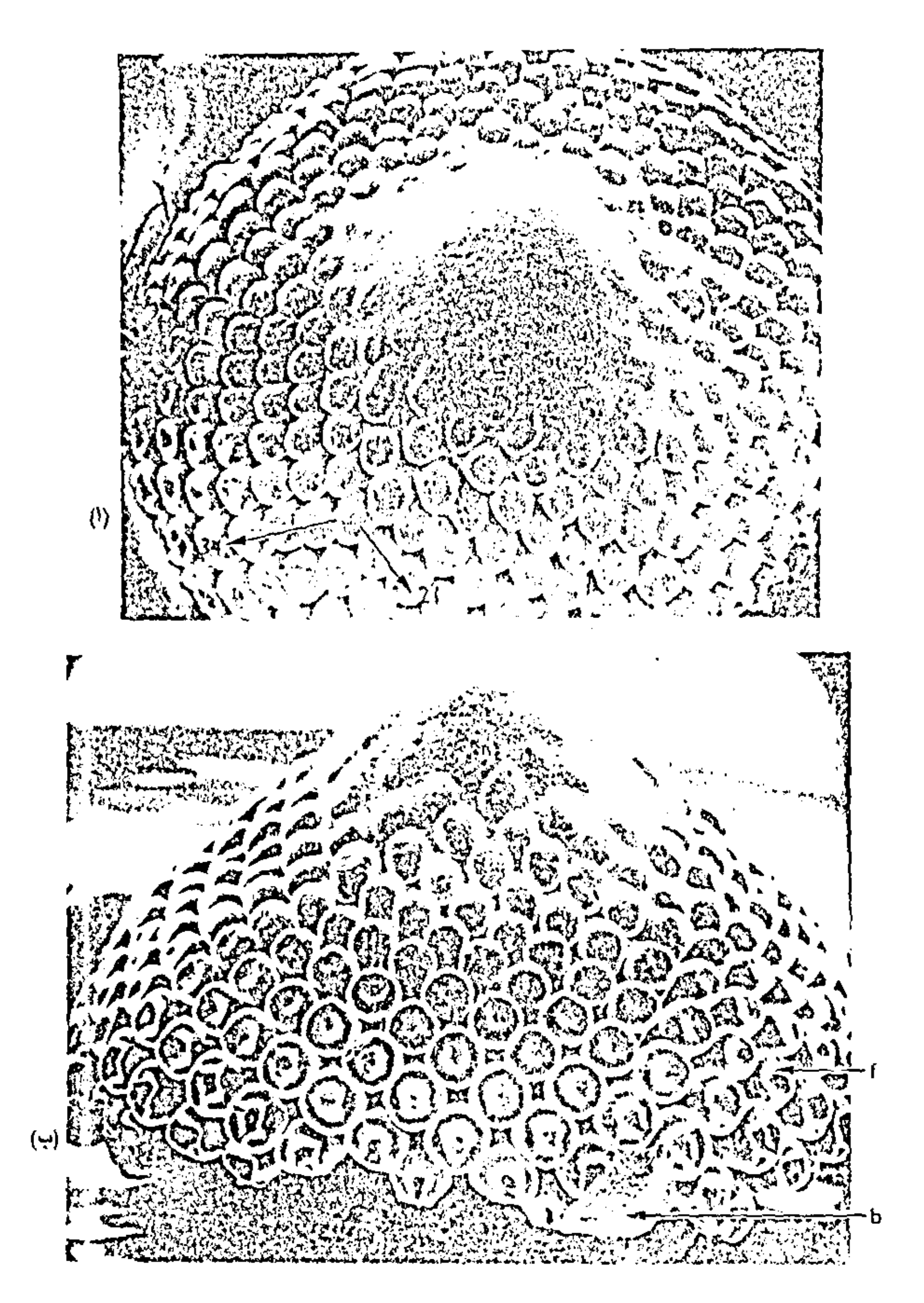


(شكـل 6-2) قمم نورة الادريـون. (أ) القمة الآن لا زالت اعـرض من شكـل 6-1 حـ، وكـونت منشـأ زهيرات عديدة عند المحيط x 75. (ب) منشأ الزهيرات قد تكون فوق سطح القمة. قارن مع شكل 6-3 أ. x 38.

3-6 أ. ويتكـون منشأ الـزهرة الصغـيرة تـدريجيـاً في تعـاقب قمي (الشكـلان 6-2 و 6-4)، حتى يتكون كل السطح للمرستيم (شكل 6-3 ب). وأثناء هـذه المدة تستمـر القمـة في التـوسـع (لاحظ تكبـير الاشكـال) وفي شكـل 6-4 يتضـح تجهيـز المسـح



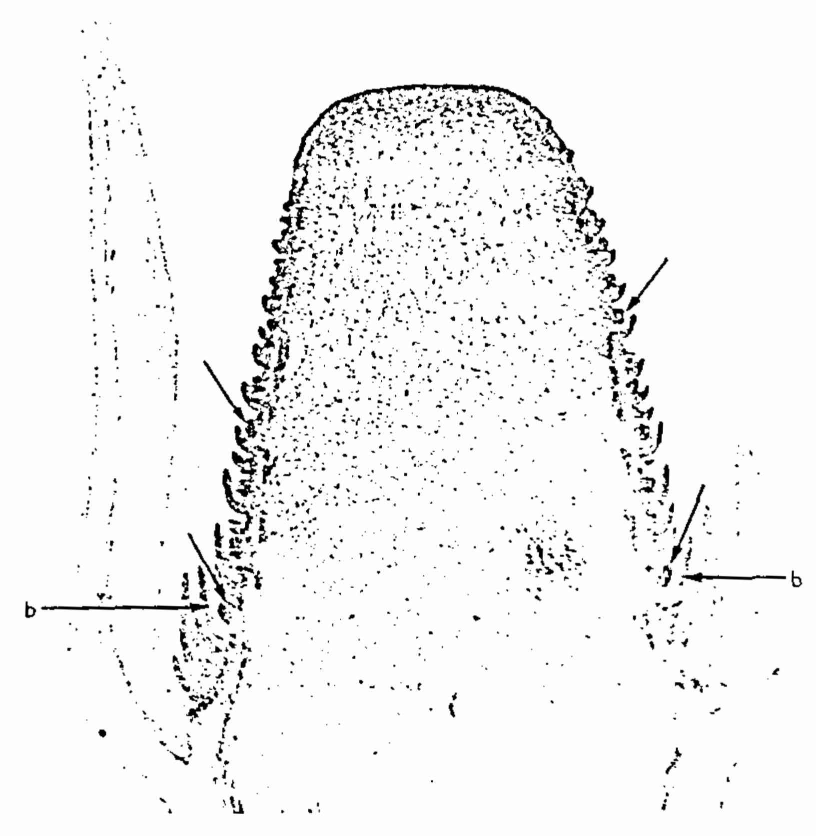
(شكل 6-3) قمم نورة الأدريون. (أ) منظر جانبي للقمة التي كونت قنابات (b) منشأ الزهيرات المنتظمة حلزونياً (f) في الغالب إلى الذروة. قارن شكل 6-2 ب. 60 ى. (ب) قطاع عرضي لقمـة النورة التي كـونت منشأ الزهيرات فوق كل المساحة. 50 x



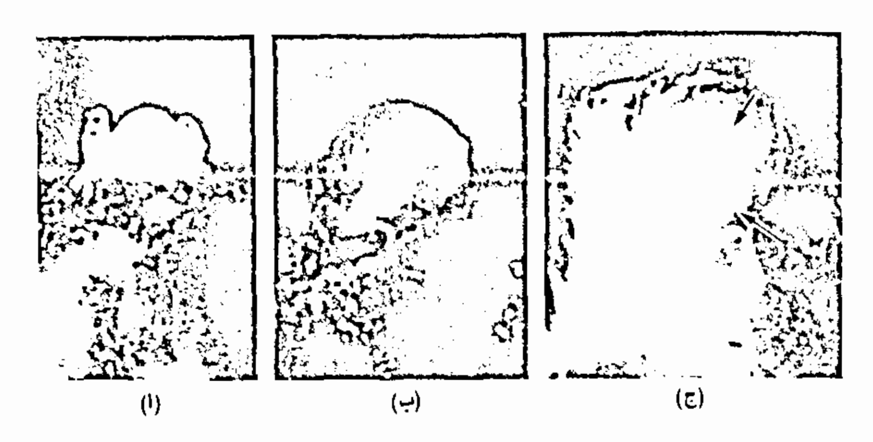
(شكل 6-4) قمة نورة الأدريون كما ترى تحت المجهر الالكتروني. (أ) وبالنظر إلى أسفل بزاوية على سطح القمة؛ يمكن رؤية مكونات الخلايا. الالتفافات المتصلة، 21 في احد الاتجاهات و 34 في الاتجاه الأخر. تترتب الزهيرات بانتظام في ترتيب حلزوني على التخت. (ب) منظر جانبي. (b) قنابة؛ (f) زهرة صغيرة. x 50.
(*photographs by DR. R.H. Falk*)

الالكتروني لقمة النورة نفسها في المنظر الجانبي وتظهر كما ترى من فوق؛ وفي parastichies المتصلة (انظر فصل 3 ص 46) التي يتمدد فيها منشأ الأزهار الصغيرة ترى بوضوح، 21 في أحد الاتجاهات و 34 في الاتجاه الآخر. ونظام التوزيع الحلزوني هو (21 + 34) على القمة. وكما في المركبة الأخرى [401، 403] القنابات لا تقابل الأزهار الصغيرة، والأزهار الصغيرة الموجودة على سطح القمة لا تتزامن مع القنابات. وفي الهامة المستطيلة للدساسية (الدساسيات) نجد أن القنابات لا تقابل الأزهار (شكل 6-5).

وإحدى النباتات التي درس فيها حث الإزهار باستفاضة هي كور العبيد، وكور العبيد أحادي المسكن؛ والنورة الطرفية مذكرة، بينما تلك النورات التي تتكون من البراعم الإبطية هي مؤنثة [444]. ومراحل نمو النورة من القمة الخضرية، كما ترى في القمم المشرحة، موضحة في شكل 6-6. إلا أن القمة المنتجة لا تزيد في الحجم، ولا



(شكل 6-5) قطاع عرضي لقمة النورة لنبات Dipsacus، وقنايات تقع قبالة منشأ الزهيرات (معلم بالاسهم). x 28.



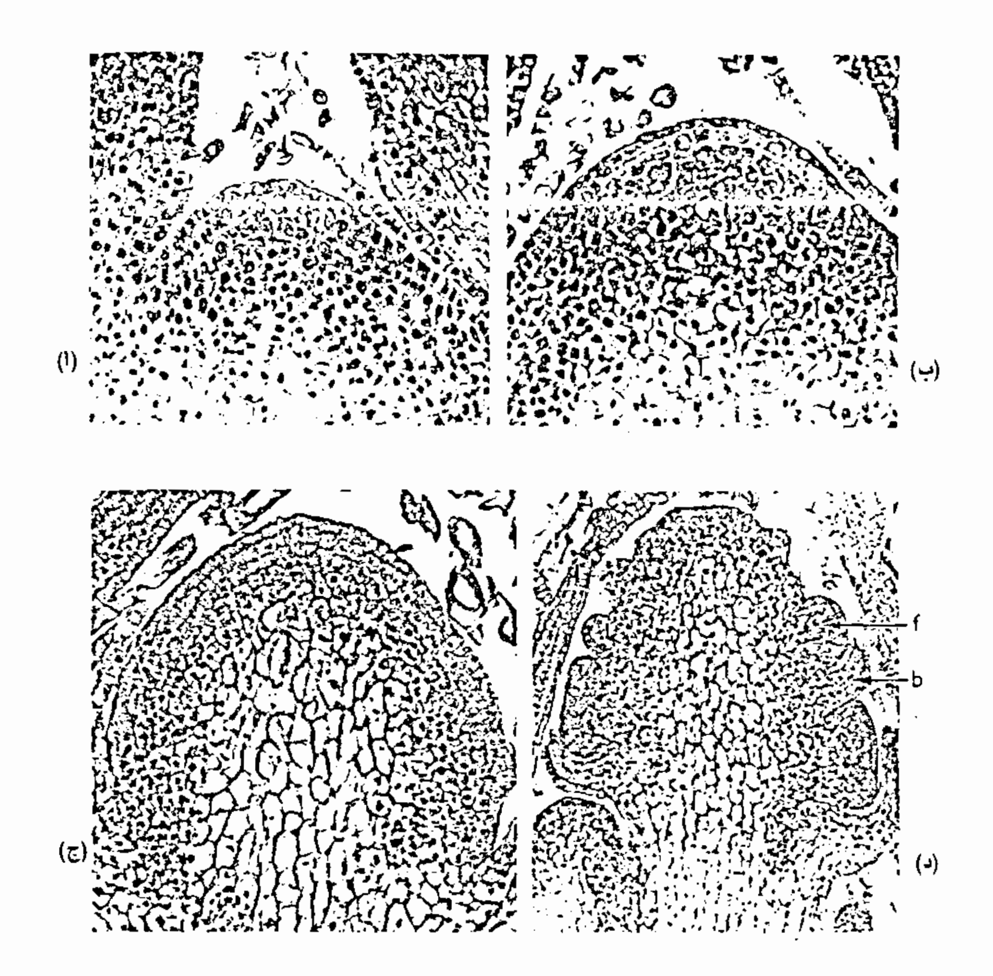
(شكل 6-6) منظر جانبي للقمم النامية لكور العبيد. (أ) قمة الانتقال، قارن شكل 6-7 ب. (ب) تكون القمة منشأ الزهرة الصغيرة الأول، ازيلت القنابات. قارن شكل 6-7 حـ. (حـ) تحتوي القمة على صفوف عديدة من منشأ الزهيرات (على سبيل المثال، تمر عمودياً بين الأسهم). ازيلت معظم القنابات. x كلها x 45.

تصبح مخروطية مثل الأدريون. وتحتوي القمة الخضرية كلور العبيد على طبقة واحدة للكساء. والطبقة الخارجية للجسد متميزة، وتتكون من خلايا كبيرة نوعاً ما (شكل 6-7 أ). وتوجد منطقة محيطية من الخلايا الصغيرة، ومرستيم ضلعي واضح [204، 579]. وقمم النباتات التي أعطيت تحفيز ليلة واحدة تظهر تغيراً في الشكل يومين بعد نهاية ليلة طويلة. وتحدث الانقسامات النشطة في الخلايا الموجودة بين المنطقة المركزية والمرستيم الضلعي، وزيادة الحامض النووي (RNA) أيضاً واضحة (شكل 6-7 أ و ب). وسبعة أيام بعد الحث يترسخ تمنطق قلب العباءة [204]. ويتكون منشأ الأزهار الصغيرة 10 أيام بعد الحث (شكل 6-7 حـ). وإذا أعطيت النباتات أكثر من دورة ضوئية واحدة، تحدث تغيرات مرفولوجية بسرعة؛ على سبيل المثال، 8 أيام بعد فترتين من الحث بالدورة الضوئية تكون القمم منشأ الزهرة مقابلة القنابات (شكل 6-7 د). وشكل 6-7 أ يمكن مقارنته مع المنظر الخارجي في شكل 6-6.

وتحدث تغيرات مشابهة إلى حد ما أثناء نمو الزهرة الواحدة. وفي القمة الزهرية لنبات Nuphar lutea، على سبيل المثال، يترسخ تدريجياً نوع من تنظيم قلب العباءة، وتعطى القمة الأعضاء الزهرية المتعاقبة بدلاً من القنابات والأزهار الصغيرة (شكل 6-8).

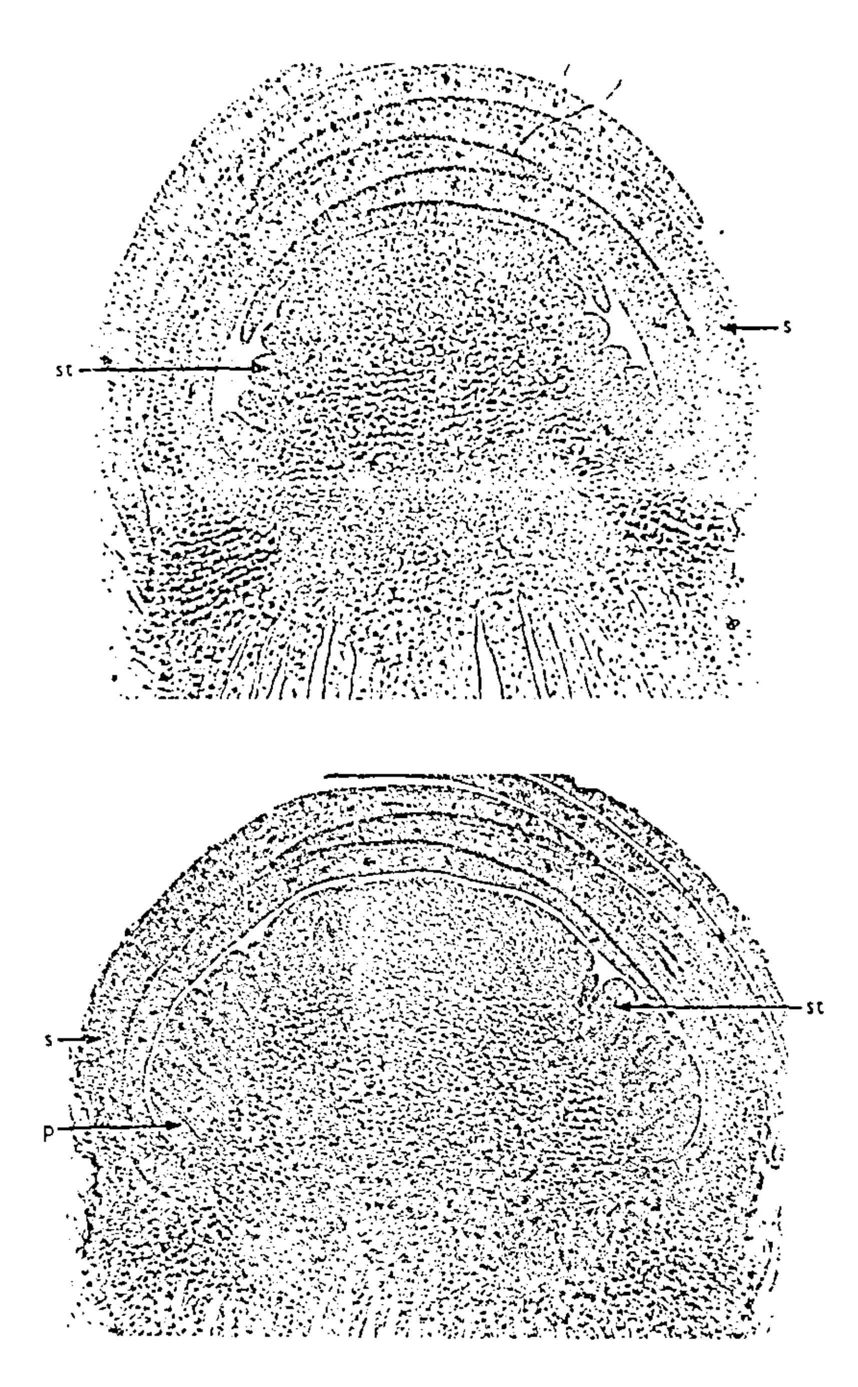
ونورة الأعشاب النجيلية المعقدة نوعاً ما موضحة في شكل 6-9، ويمكن مقارنتها بالأطوار الخضرية في شكل 5-4، وشكل 6-9 أ يوضح الطور المبكر لنمو النورة، التي فيها يمكن رؤية السلاسل المزدوجة. وفيما بعد ينمو منشأ السنبلات الفردية (شكل

6-9 ب)، وفيمًا بعد ينمـو منشأ العصفـات وقنابـات زهرة الأعشـاب النجيلية عـلى السنابل (شكل 6-9 حـ). وأثناء هذه العملية تحدث زيادة كبيرة في الحجم.

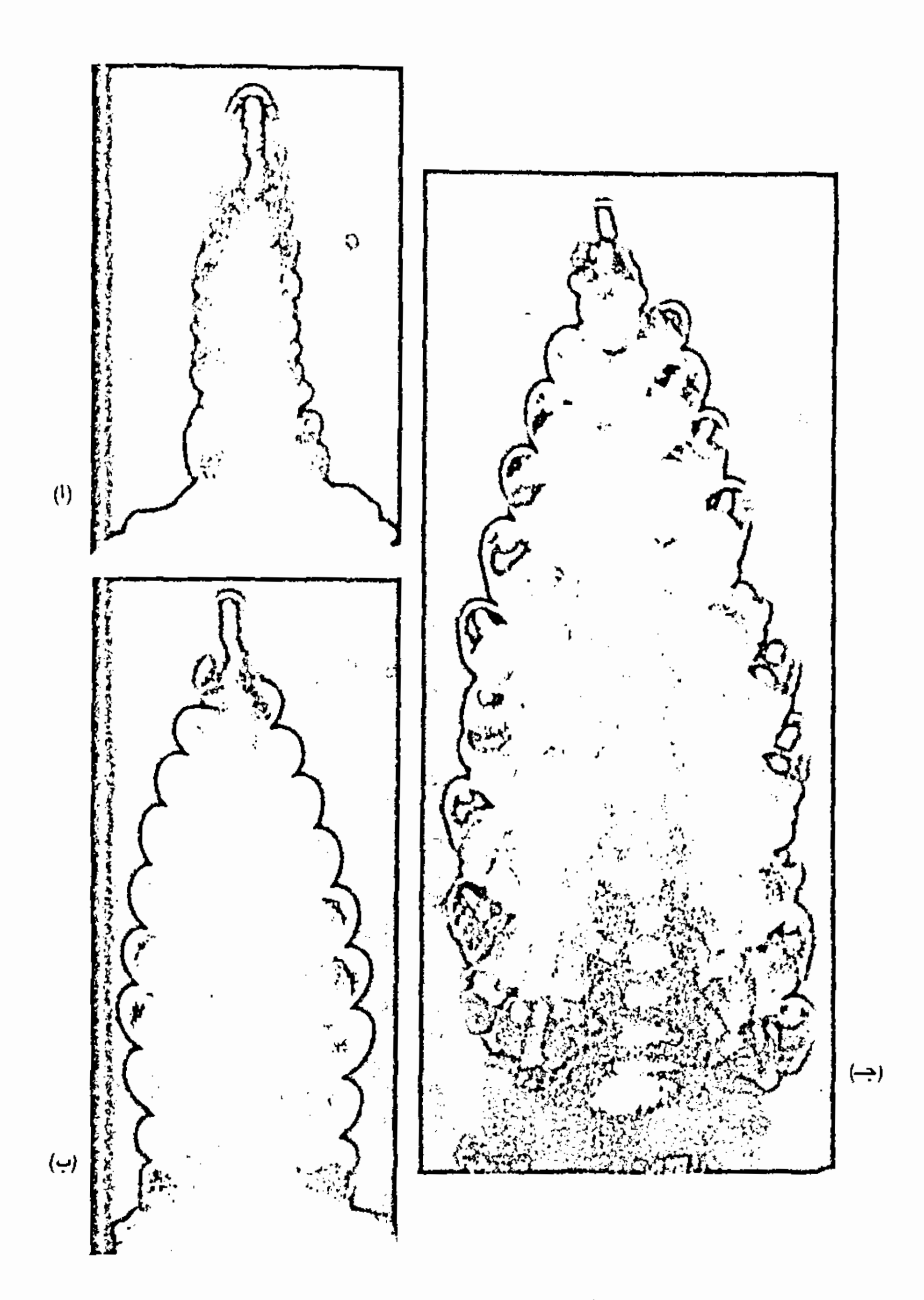


(شكل 6-7) قطاع طولي في القمم النامية لكور العبيد. (أ) قبل بـداية تحفيـز الزهـيرات المصبوغـة بالبيرونين Pyronin. x 230. (ب) يومان بعد ليلة طويلة من التحفيز، يصطبغ بالبيرونين. تشير الصبغة الغامقة إلى زيادة في كمية RNA. x 230. (ج) 10 أيام بعد فترة ضوئيـة واحدة من التحفيـز. ازدادت القمة كثيـراً في الطول. x 160. (د) 8 أيام بعد فترتين ضوئيتين من التحفير. منشـأ الزهـيرات (f) موجـود في محور القنـابات (b). x 120.

(From Gifford, [204] Figs. 11 and 13 p. 132, and Wetmore, *Gifford and Green*, [579] *Figs. 10 and* 14, p.264, AAAS pub. No.55; copyright 1959 by American Association for Advancement of Science).



(شكل 6-8)   قطاع طولي في الأزهار النامية لزنبق الماء الأصفر. (أ) السبلات (s). السبلات وبعض الأسدية (st) أزيل المنشأ. 50 x. (ب) سبلة (s)، بتلة (p) وسداه (st) أزيل المنشأ؛ المرستيم الزهري يبدأ في تكوين منشأ الكربلة. 35 x.



(شكل 6-9) قمم نورة القمح. (أ) مرحلة الحافة ـ المزدوجة (ب) نمو منشأ السنبلة. (جـ) منشأ العصفة والغلاف موجود على منشأ السنبلة. القلم لا زال محكم الضغط. قارن شكل 4.5. x 50.

(by courtesy of DR. B. C. Shaiman).

مرستيم الانتظار (Méristème d'attente)

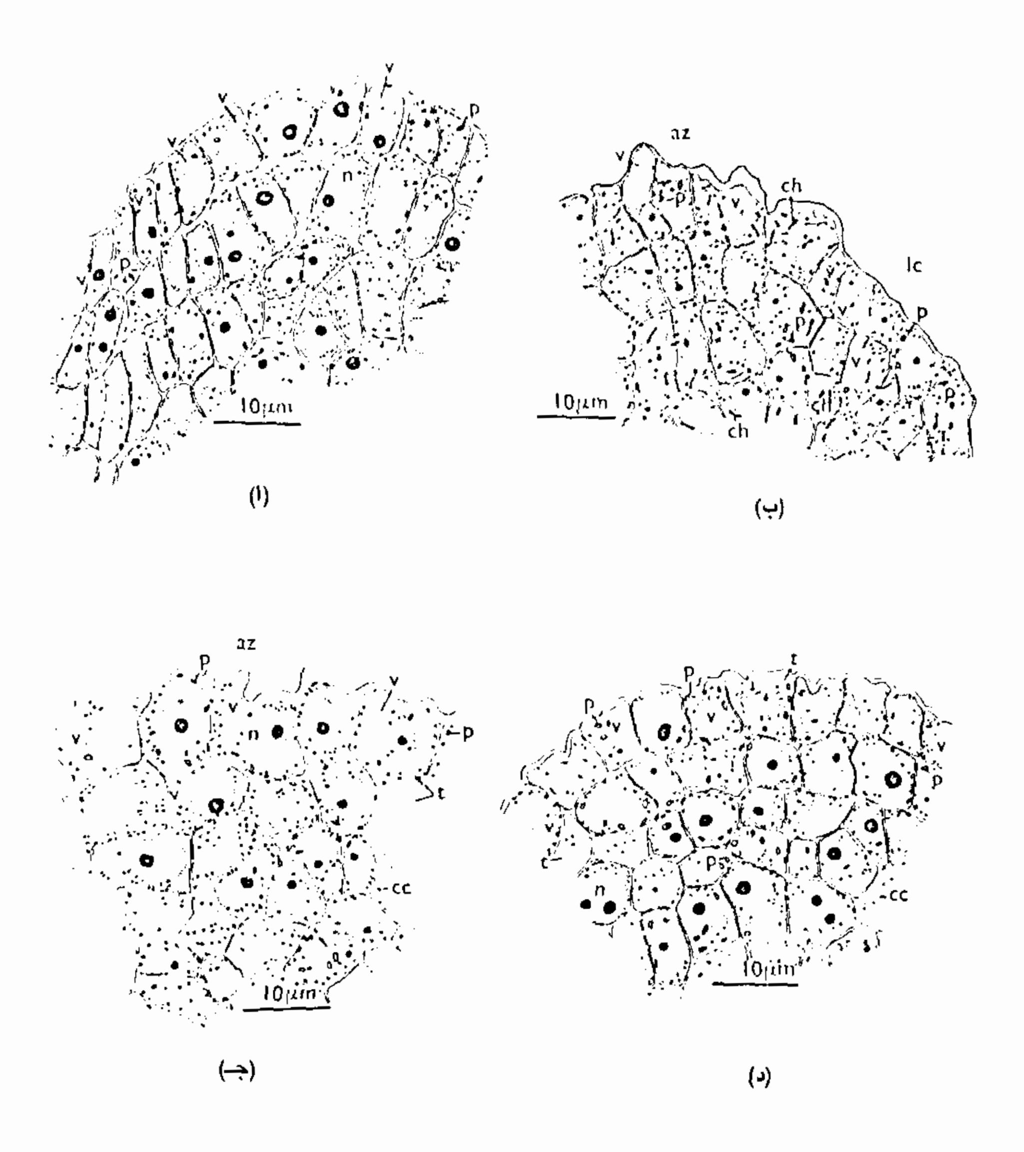
وجهة النظر التي تقول بأن المنطقة المركزية، غير النشطة، مرستيم الانتظار، موجودة في القمم الخضرية، وتصبح نشطة عند وقت الإزهار، نوقشت في فصل 3.

هذه الفكرة موضوعة ليس فقط على توزيع الانقسام الفتيلي داخل المنطقة القمية، ولكن أيضاً على الصفات (أو الخصائص) السيتولوجية للخلايا، على سبيل المثال، في بداية تزهير الترمس فإن الخلايا الموجودة في الكساء وعلى ذروة الجسد تصبح مرستيمية المظهر، وتحتوي على حويصلات صغيرة عديدة وأجسام سياحية [74]. وفي قمة نبات النجمية Aster semarsis، التي أجريت عليها دراسات عرقية من الجنين إلى وقت التزهير، ترسخت الفروق السيتولوجية بعد تكوين منشأ الورقة الثالثة. وفي هذا الوقت تحتوي خلايا القمة (أو الذروة) للكساء والجسد مع حويصلات كبيرة، وأنوية صغيرة وأجسام نسيجية مختلفة قليلاً عن الخلايا الموجودة في الجانب مكونة منشأ anneau Initial، وفي قمة النورة، تكون الخلايا أكثر انتظاماً، وبها أنوية كبيرة ونويات وبلاستيدات صغيرة ومتعددة [322].

والكثير من دراسات توزيع الانقسام في القمة، ستناقش فيما بعد، ونزعت من نظرية تنظيم القمة، التي روجعت بالتفصيل في مكان ما [125، 203، 385].

القمة المتوسطة (Intermediate apex)

وكما سبق ذكره في فصل 3، تعتبر القمة وسطية بين القمة الخضرية والمنتجة وقد لوحظ ذلك حديثاً في العديد من الأنواع النباتية. وتحدث هذه الحالة في النباتات التي ذكرت لفترات طويلة في الظروف غير المحتة ـ وتحت هذه الظروف يتميز التمنطق بالقمة الخضرية وربما تختفي، أو ربما يبدأ نشاط المنطقة المركزية أو مرستيم الانتظار [39]. وفي قمم نباتات النهار القصير سالف العروس (أو القطيفة) الذي يحفظ 60 يوماً تحت 16 ساعة دورة ضوئية خلايا المحور المركزي صغيرة ومرستيمية، وتحتوي على حويصلات صغيرة جداً وعضيات كثيرة. والأنوية متوسطة الحجم بين تلك الموجودة في القمة الخضرية والقمة المنتجة للنباتات الموضوعة في النهار القصير [388]. وهكذا نجد أن مثل تلك القمم تمتلك صفات المرستيمات الخضرية ـ خلايا متحوصلة، و RNA قليل في سيتوبلازم خلايا الكساء، وحجم نووي صغير في خلايا الجسد واستمرار في إنتاج الأوراق الخضرية ـ وبعض الصور من القمم المنتجة ـ ونشاط كبير والكثير من RNA في خلايا المحور المركزي، وزيادة في حجم خلايا الكساء (قارن شكل 6-10، أ ـ د). وفي سالف العروس يحدث حتى تحت



(شكـل 6-10) تفاصيـل السيتولـوجية لقمم القطيفـة. (أ) و(ب) من نباتـات تنمو في 8 سـاعـات دورة ضوئية. (أ) قمة الانتقال. كل الخلايـا تظهر مـرستيمية، بهـا حويصـلات صغيرة (v).(جـ)تتحـول القمة إلى تكاثرية. الحويصلات (v) توسعت، وتقلصت الأنوية (السـوداء) في الحجم. (ج) و (د) من نباتـات تنمو في 16 ساعة دورة ضوئية، والتي كونت 16 ورقة. (ج) قمة وسطية. خلايا مـرستيم الكشح وخـلايا المحـور المركـزي تحتوي على حويصلات صغيرة (v)؛ خلايا الكساء (t) تحتوي على حويصلات كبيرة، وكذلك ايضاً نويات كبيرة (تظهر سوداء؛ الأنوية (n) محددة). (د) قمة التكاثر. وتوجد خـلايا الكسـاء المتحوصلة والبلاستيـدات (p)؛ وتظهر الخلايا المركزية مرستيمية. az، منطقة المحور؛ cc، خلايا مركزية؛ ch، الكونـدريكونت chondiocont (عضيات أخرى تصطبغ بواسطة التقنية المستعملة)؛ 1c، خلايا جانبية؛ n، نواة

(After Nougarede, Gifford and Rondet, [388] Figs. 18, 19, 20 and 21, pp.288 and 289).

ظروف النهار الطويل، ولكن ليس في كل الأنواع. لأن هذه النباتات تمثل حلاً وسطياً بين القمم الخضرية والمنتجة لبعض الأنواع النباتية، وتحولت إلى «وسطية». ولو أن ذلك ما هو إلا لفظي تقريباً، ويمكن التساؤل عما إذا كان الاصطلاح الملائم، والقياس الأساسي للقمة الخضرية هو إنتاج منشأ الورقة، ومن الواضح إن هذا يستمر بدون تغيير في الأنواع الوسطية. والتعرف على مثل هذا الطور في التطور العرقي للقمة، مهما يطلق عليه، فهو يعتبر هاماً. وفي بعض الأنواع، تتطلب نباتات هذا الطور حساسية كثيرة إلى ظروف الحث، وهذا في الحقيقة ربما يكون قريباً من الإزهار؛ وفي بعض الأنواع، ربما تزهر القمم الوسطية بعد البراعم الإبطية [39]. وفي القنب يمكن اعتبار الطور الوسطي على أنه انتقال بطيء جداً إلى الإزهار، والذي لا ينتهي في بعض البنيات الوراثية تحت ظروف غير ـ محفزة [254]. ولقد اقترح Bernier أن أغلب مميزات المرحلة الوسطية، يفضل اعتبارها «كمرحلة انتظار» بدلاً من التجهيز إلى الإزهار، وهذا ربما يرجع إلى زيادة الجبرلين في أنسجة القمة. وهذا الاقتراح بدون شك يتفرع من ملاحظات أن بعض القمم المعاملة بالجبرلين تحفز النمو فقط في المنطقة المركزية للقمة. حيث إن القمم تتغير مع الزمن حتى في الظروف غير ـ المحفزة، ومن المهم ملاحظته، وكما أشار Nougarde [385] بقوة، إلى إن الانتقال إلى التزهير يمكن أن يحدث بطرق مختلفة طبقاً للظروف البيئية المعرضة إليها النباتات.

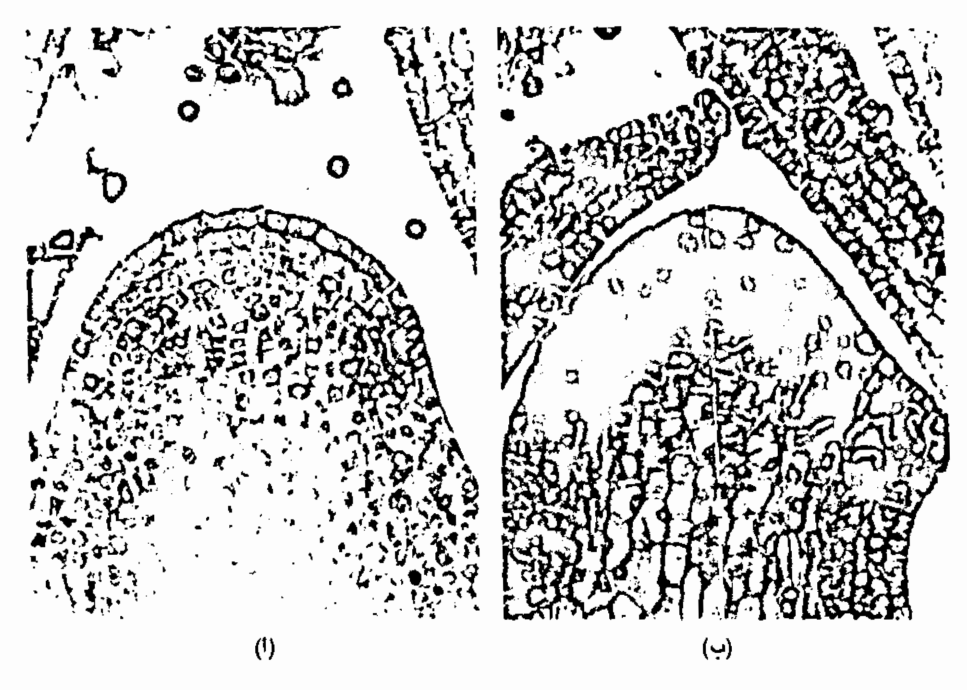
كيمياء النسيج والتصوير الإشعاعي الذاتي

(Histochemistry and auto vadio graphy)

وحيث تحدث التغيرات التركيبية كبيرة، بالتأكيد يجب أن تصاحبها، شبقة، تغيرات كيمياء النسيج، حيث إن تركيب العضو ربما يعكس فسيولوجيا نموه. وطبقاً لذلك، استخدمت تقنيات متعددة للقمم التي حثت على الإزهار، على أمل اكتشاف تغيرات كيميائية مبكراً في الأنسجة. صبغت المواد بالأصباغ الخاصة لبعض المواد، وفي الغالب يوجد كنترول مناسب للدراسة هو الذي تستخلص منه مادة الدراسة أولاً، وزودت القمم بنذائر مرقمة للعناصر المشعة للمواد المختلفة وتقنية تصوير الإشعاع الذاتي، سبق شرحها في فصل 2. وقد أنتجت هذه التقنيات بعض النتائج المهمة، ولكن هنا، كما في مظاهر التشريح الأخرى، توجد حاجة ماسة لتكرير، تقنيات فسيولوجية وكيموحيوية حساسة.

لأن علماء الفسيولوجيا، استعملوا بعض النذائر المشابهة للأحماض الأمينية، وتبين في الأنواع المختلفة أن تركيب DNA أو DNA ضروري للإزهار (انظر

Cutter [125])، وكما اهتمت الكثير من دراسات كيمياء النسيج بالتغيرات في كمية تـوزيع الحـامض النووي في القمـة. والعلامـة المبكرة في حث الإزهـار هو التغـير في توزيـع الخلايا التي تظهر الانجذاب إلى صبغة البيرونين؛ ويطلق في بعض الأحيان عـلى هذا الانجـذاب pyroninophilia. هذه الصبغـة تصبـغ RNA؛ ويمكن اختبـار نـوعيتهـا باستخلاص RNA من بعض القطاعات بواسطة أنـزيم ريبونيـوكليز، حيثمـا توجـد الأصباغ في القطاعات المختبرة، ولكن ليس في المستخلصة، ويمكن أن يقال إن RNA موجود. وفي القمم الخضرية، نجد أن الخلايا الكثيفـة السيتوبـلازم RNA في الغالب مقصورة على الكشح (أو الجناح)؛ ولكن بعد عدة أيام من حث الإزهار يزداد تركيـز RNA، كما هو واضح بانجذاب الأصباغ وتوزيعه المنتظم عـلى طول القمـة [210 ، 322]. وفي نباتات النهار القصير للعفينة، يزداد تـركيز RNA بعـد يومـين لنهار قصـير، ومرة أخرى بعد 4 أيام نهار قصير (شكل 6-11 أ و ب)[209] وفي قمم الغـريبتس وكور العبيـد يمكن مشاهدة الزيادة في كميته بعد يوم واحد من تحفيز ليلة طويلة. وفي كور العبيد لا



(شكل 6-11) قطاع طولي لقمم العفينة، مصبوغة بواسطة البـيرونين لتظهـر RNA. (أ) القمة الخضـرية للغصن، الخفيفة الصبغة وغالباً منتظمـة. (ب)قمة النـورة بعد 4 دورات من الحث، تـوضح زيـادة في RNA، وخاصة في منطقة الجسد. كلاهما x 300ج

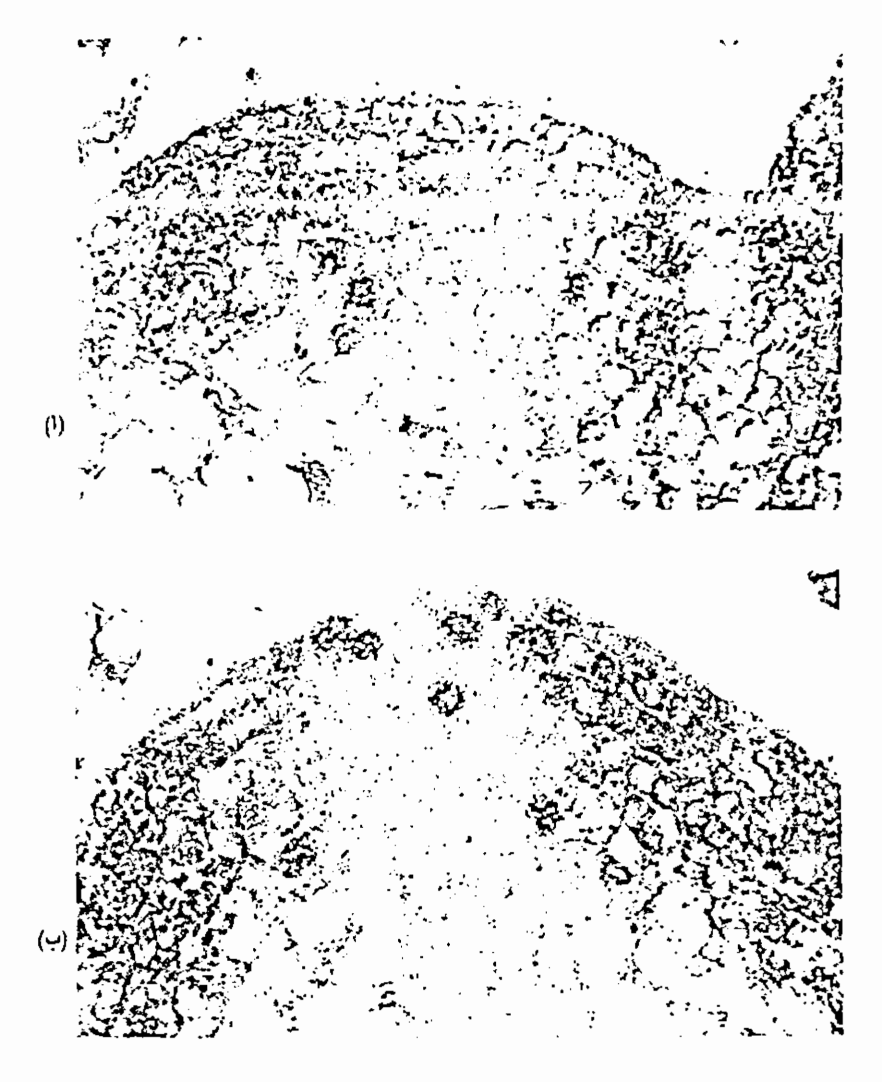
(From Gifford, [204], Figs. 1 and 2, p.129).

يمكن مشاهدة هذه الزيــادة إذا قطعت الليلة الطـويلة بعشرة دقــائق من الضوء، ممـا يشير إلى أن هذا ما هو إلا ظاهرة حقيقة للدورة الضوئية (أو التناقـ الضوئي)[204].

وفي نباتات الداتورة، غير الحساسة للدورة الضوئية ولكنها تكون زهرة طرفية بعد منشأ الورقة 7 أو 8، على الـرغم من وجود زيــادة في RNA عند وقت الإزهــار إلا أن الخلايا تحتوي على تركيز منخفض من RNA بمقارنتها بالخلايا المحيطية في كـل من القمم الخضرية والانتقاليـة [112]. وفي عشب Lotiumt نجد أن تـوزيع RNA منتظم في القمة الخضرية، ولكن توجد زيادة متمركزة في مراكز السنبلة بعـد اليوم الثـالث من الحث [313]. وفي قمم الأناناس المعاملة بالأستيلين، تظهر خلايا المنطقة القمية زيادة في RNA السيتوبلازم 6 أيام بعد المعاملة [205]. والتغيير في كمية وتـوزيع RNA الـذي يلي حث الإزهار يظهر أنه ظاهرة عامــة إلى حد مــا. وكما أشــار Giffotd و Tepper، إن هـذه الملاحظـات مهمة وتتطلب الـدراسـة حيث إن تـركيب RNA في بعض الأنـواع النباتية ضروري وأساسي للإزهار.

وباستخلاص وتحليل البروتينات بواسطة الهجرة الكهربائية لجل اكـريل أمــايد، اوضح Barber و Steward تغيرات في محتوى البروتينات المذابة في قمة الغصن بعد حث الإزهار. هذه التقنية مهمة كما هي، وتوضح توزيع هذه المواد في أنسجة القمة. ولقد تمت دراسة توزيع البروتين الإجمالي والهستونـات في القمم الخضرية والمحفـزة باستعمال تقنية الأصباغ الخاصة بالبروتينات أو البروتينات القاعـدية. وفي العفينـة تركيز إجمالي البروتين أكثر بعـد 4 أيام نهـار قصير مقـارنة بـالقمم الخضرية. ومن ناحية أخرى، يوجد انخفاض ملحوظ في صبغ الهستونات بعد 5 أيام نهار قصير [210]. ولم يلاحظ الانخفاض في الهستون النووي، في الدائرة [112] أو عشب اللوليم [313].

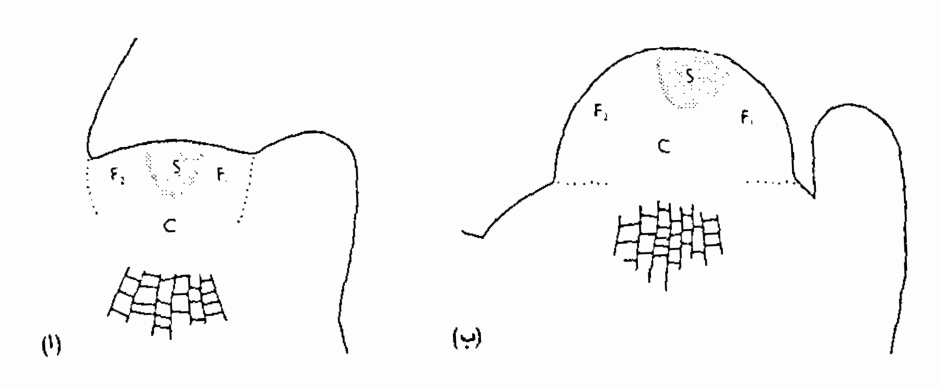
وتشير كل من نظرية مرستيم الانتظار لتنظيم القمة والدراسات التجريبية إلى أن تركيب DNA ضروري للإزهار، مما أدى إلى دراسات كثيرة على كمية وتوزيع تـركيب DNA والانقسام الفتيلي في القمم الخضرية والانتقالية والزهرية. ولقد أوضح الكثـير من الدراسات أن الانتقال إلى طور الإزهار يعزز الانقسام الفتيلي في المنطقة المركزية لمحور القمة فوق ما يحـدث في نفس منطقة القمم الخضريـة [39، 79، 322]. وفي الغالب هذا موضوع على التصوير الإشعاعي الذاتي الذي يظهر الكثير من الأنوية المرقمـة في الانتقال والقمة الزهرية (شكل 6-12). ويجب الأخـذ في الاعتبار معـدل الانقسام الفتيلي ودالة الانقسام. وحديثاً حلل *Corson* [111] دالة الانقسام في الأنـواع النباتيـة للداتورة في مراحل مختلفـة من النمو. وفي هـذه الأنواع النبـاتية، كمـا سبق ذكره، تدخل القمة مرحلة الانتقال حالما يتكون منشأ الورقة 7 أو 8. وتنقسم هذه القمة إلى



(شكل 6-12) الصور الإشعاعية الذاتية لقمة غصن الخردل، تسلمت كلتا القمتان 3 μc من التايميدين ـ ^{3}H لمدة 4 ساعات. (أ) القمة الخضرية لنبات عمره 6 أيام ينمو في نهار طويل (16 ساعة ضوء). (ب) القمة الانتقالية، منها نباتات عمرها 9 أيام تنمو في نهار طويل منذ بداية زراعتها. أنوية كثيرة في المنطقة المركزية مرقمة. كلاهما x 680.

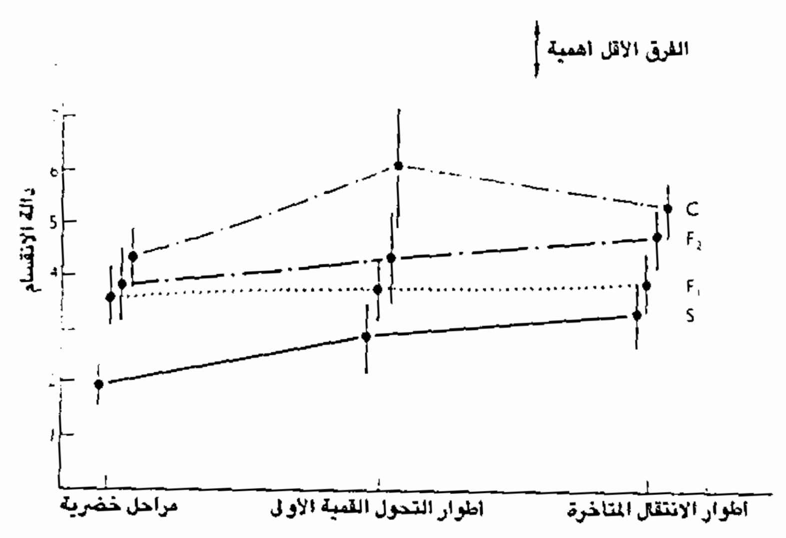
(From Bernier, [38]a Figs.51 and 53).

مناطق، موضوعة جزئياً على مميزات الأصباغ. وهذه المناطق التي يمكن تمييزها في كل من القمم الخضرية والانتقالية (شكل 6-13). معلمة بمنطقة الذروة (s)، المنطقة المركزية (c) ومنطقتان محيطيتان جانبيتان (F_1 و F_2)، كما تظهر في القطاع الطولي.



(شكـل 6-13) النمنطق القمي في الداثـورة، c، منطقة مـركزيـة؛ F_1 و F_2 مناطق الكشـح؛ s، منطقـة الذروة. المرستيم الضلعي ايضاً موضح. (أ) القمة الخضرية، من النبـات الذي كـون 5 أوراق ومنشأ الـورقة. (ب) قمة الانتقال في المرحلة 4، من نبات يحتوي على 7 أو 8 أوراق ومنشأ الورقة.
(Redrown after Corson, [111], Fig.2, p.1128).

ويـوجد المـرستيم الضلعي للنخاع تحت المنطقـة المركـزية. وعنـد تحليـل مؤشرات الانقسام المختلفة للمناطق بواسطة عد نسبة الأنوية في أطوار الانقسام الفتيلي، وجد أن القمة الخضرية لمؤشر الانقسام لمنطقة الـذروة أقل من المنـاطق الأخرى، التي لا تختلف كثيراً عن بعضها البعض من هـذه الناحيـة (جدول 6-1 وشكـل 6-14). وفي



(شكل 6-14) التغيرات في دالة الانقسام في المناطق القمية المختلفة الداثـورة، من المراحـل الخضريـة إلى أطوار الانتقال المتأخرة. تشير الخطوط العمودية إلى ضعف مقياس الخطأ على كل جانب من المتوسط. الفـرق الاقل أهمية بين المناطق المختلفة. (c) المنطقة المركزية؛ F_1 و F_2، مناطق الكشح؛ منطقة الذروة
(From Corson, [111], Fig.7, p.1130).

(جدول 6-1 متوسط قياس انقسام المناطق القمية الخضرية وقمة الانتقال لنبات الداتورة. c ـ المنطقة المركزية، F_1 و F_2 مناطق الكشح، s ـ منطقة الد .ة. (From corson)

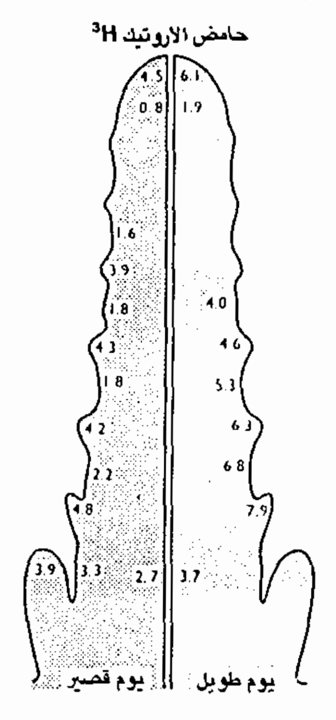
حالة القمة	F_1	S	F_2	C
خضرية	3.69	1.98	3.87	4.34
انتقال مبكر	3.74	2.88	4.33	6.02
انتقال متأخر	3.86	3.27	4.67	5.21

قمم الانتقال المبكرة والمتأخرة ازدادت كثيراً دالة الانقسام لكلتا القمتين والمناطق المركزية (جدول 6-1 وشكل 6-14). وباستعمال عقار الكولشسين لإيقاف الانقسام الفتيلي في الطور التمهيدي، من المحتمل حساب معدل انقسام الخلية في المناطق المختلفة، ولقد تبين في هذه الأنواع أن دالة الانقسام عبارة عن قياس معدل انقسام الخلية. وفي الداثورة الزيادة في مؤشر الانقسام في المناطق المختلفة توازي الزيارة في RNA، والفوسفوليبد وإجمالي البروتين عند الانتقال إلى الإزهار، كما هو موضح بطرق كيمياء النسيج. وكما أشار Corson [111]، إلى أن مؤشر الانقسام أعلى في مرحلة النمو المتطابقة مع الاستطالة وقبة القمة. وفي الخردل، أيضاً، تشاهد زيادة تركيب DNA والانقسام النشط في منطقة مركز المحور عند طور ما قبل ـ الإزهار، وانخفاض متلاحق كلما دخلت القمة مرحلة الإزهار [39]. وهذا حقيقة بالنسبة للبريلا [587]. ويتضح أن زيادة الانقسام الفتيلي تتطابق مع التغير في شكل القمة، كما هو متوقع؛ سواء كان التطابق اجبارياً مع عملية الإزهار أم لا، ومهما يكن، فهو يعتبر أقل وضوحاً، وخاصة الارتداد الجزئي إلى الطور الخضري الذي يمكن أن يحدث في الخردل [39]، وقمة البريلا لا يمكن أن تكون زهرة طرفية [587]. ولقد أشار corson إلى أنه على الرغم من وجود انقسام أقل نشاطاً في منطقة ذروة الداثورة أثناء الطور الخضري للنمو، إلا أن بعض الانقسامات لا تحدث؛ وحيث إن عدد الخلايا في هذه المنطقة يبقى ثابتاً إلا أن الخلايا البنيوية يجب أن تساهم في المناطق الأخرى. وهكذا هذه المنطقة، على الرغم من أن انقساماتها أقل نشاطاً، إلا أنها ليست مرستيم انتظار حقيقي، حيث إنه يشترك في التنسج في الطور الخضري.

ودراسة منطقة مركز المحور وهي القمة المتميزة فسيولوجياً وسيتولوجياً، تدعم التجارب التي تدّعي أن المعاملة بنظير التايو يوراسيل Thiouracil، الذي يثبط تركيب DNA، يثبط الإزهار يخمد أي زيادة في تركيب DNA في المنطقة المركزية [311]. وأيضاً، في الردبكية Rudbeckia تم الحصول على تحفيز تركيب DNA في المنطقة المركزية فقط، بعد المعاملة بالجبرلين [39]. وفي البريلا أيضاً يتأثر في الخصوص نشاط

الانقسام المحفز للإزهار، وكذلك كمية RNA وعدد الريبوسومات في خلايا المنطقة المركزية [587]. وفي الخردل، من أحد النتائج المبكرة في حث الإزهار هو انطلاق الأنوية من طور G_2 من الانقسام [40]. وهذه الأنوية قد ركبت DNA ولكنها من الواضح مقفولة عن الانقسام الفتيلي. وطور G_2 هو الفترة النشطة للحامض النووي RNA وتركيب البروتين.

وحيث إن نظرية مرستيم الانتظار هي أولى النظريات التي قدمت، وجاءت لتعزز الكثير من الدراسات على انقسام الخلية وتركيب DNA في قمة الغصن. فقد أصبح من الواضح أن هناك فروقاً بين الأنواع النباتية في توزيع نشاط الانقسام في القمة. على سبيل المثال، باستعمال حامض أوروتيك ـ ^3H، نذير RNA، متبوعاً بالتصوير الإشعاعي الذاتي، و knox و Evans [314] وجد أن كثافة حبيبات مادة الفضة، هي الأعلى في ذروة القمم الخضرية لنباتات النهار الطويل .Loluim T الموضوعة تحت النهار القصير (شكل 6-15). وهكذا لا توجد أدلة لمرستيم الانتظار. وفي النهار



(شكل 6-15) نمط اتحاد حامض الاروتيك ـ ^3H كحبيبات لكل $9.10\ \mu m^2$، في وسط قطاع الطولي لقمم اللوليم. يعطي الجانب الأيسر للقمة متوسط قيم القمم الخضرية، وقيم الجانب الأيمن للقمم المحفزة بومان.

(From Evans, L.T., 1n Evans, [171] pp.328-349, Fig.14-9 a, p.346. After Knox and Evans, [314] Fig.2a p.1088).

الطويل، يزداد النشاط في كل أجزاء القمة (شكل 6-15). وعلى النقيض، عد توزيع حبيبات الفضة في صور الإشعاع الذاتي للقمم الخضرية لعباد الشمس، النامي في وسط المحلول المعقم المضاف إليه التايميدين، أظهر فرقاً قليلاً بين عدد الحبيبات الموجودة بإفراط في الأنوية وفي المنطقة المركزية وقيمة خلفية الإشعاع. وفي المنطقة المحيطية نجد أن العدات عالية جداً. كما لم تظهر أشكال الانقسام في المنطقة المركزية. وفي مستهل الإزهار، الترقيم منتظم خلال كل القمة [493]. ولقد استنتج هؤلاء البحاث إن تركيب DNA يجب أن يحدث بمعدل بطيء جداً في خلايا المنطقة المركزية، وبالطبع إذا حدث في كل القمة؛ أو إن النشاط في هذه المنطقة يجب أن يحدث دورياً فقط. وهكذا يتضح أن هذه الأنواع النباتية يوجد بها مرستيم الانتظار حقيقة. والسبب في الاختلاف المدهش بين الملاحظات على قمم اللوليم وعباد الشمس ربما يرجع إلى اشكال هذه القمم في الطور الخضري. واللوليم مثل الأعشاب النجيلية الأخرى، يمتلك قمة طويلة ومخروطية، بينما في عباد الشمس غالباً ما تكون مفلطحة. وعند الانتقال إلى طور الإزهار، يوجد تغيّر قليل في شكل عباد الشمس. واشتمال خلايا المنطقة المركزية في المراحل المختلفة للنمو ربما يرجع إلى الاعتبارات الهندسية. ومن المهم التوصل إلى فهم العوامل التي تتحكم في انقسام الخلية وتوزيعها في مرستيم قمة الغصن، حيث يجب أن تتجه الدراسات اللاحقة.

تكوين ونمو الأعضاء الجانبية

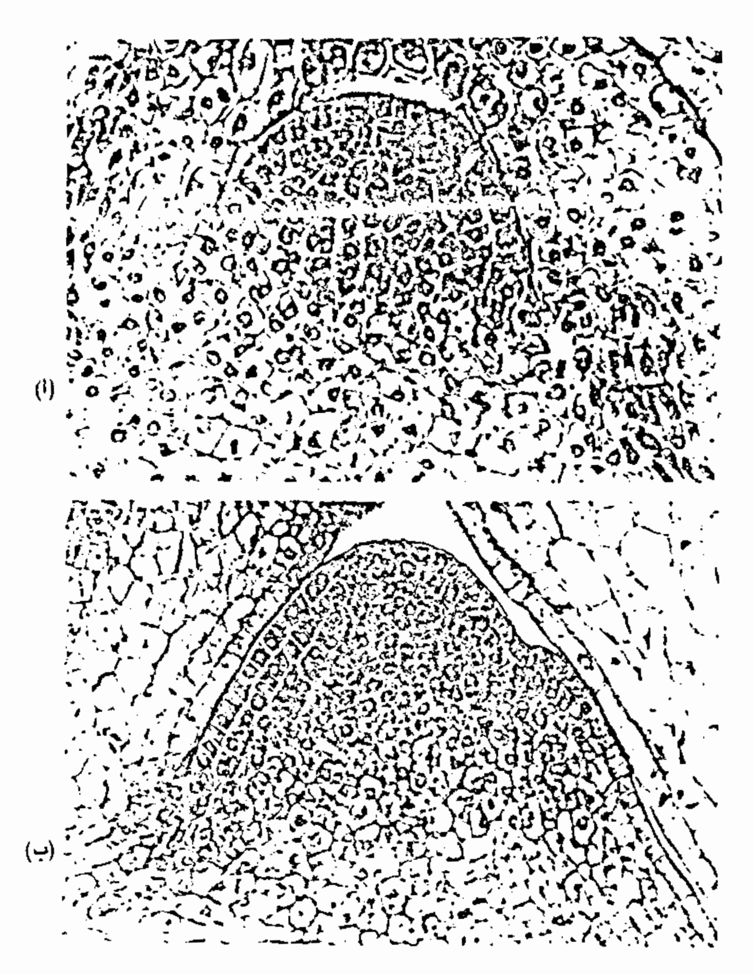
(Formation and Development of Lateral Organs)

تكوين (أوتوالد) الاعضاء (Organogenesis)

أثناء الانتقال إلى طور الإزهار وبعده ربما تعطى قمة النورة سلسلة من القنابات الصغيرة التي تشبه الورقة. وتتكون بالتالي الزهرات الصغيرة. وفي قمة الأزهار الفردية، تتكون الأعضاء الجانبية المختلفة في تعاقب. وتكوين الأعضاء موضح جيداً في زهرة الرنّالين Ranalian مثل الحوضية والنوفر (أو زنبق الماء الأصفر)، حيث إن الكثير من أعضاء الزهيرات الصغيرة من كل جنس قد تكون. وفي الحوضية نجد أن الأعضاء الجانبية المختلفة للأطوار الخضرية والانتاجية ـ وفي هذه الحالة، الورقة، والقنابة، السبلّة والبتلة وعضو التذكير والسداة العقيمة وعضو التأنيث ـ لها ظهور مشابه في الطبقات الثانية والثالثة للمرستيم القمي، ولكن تتكشف الفروق بسرعة في هيئة أسلوب النمو [500]. وأطوار التطور العرقي لزهرة الحوضية موضحة في الأشكال

17-6 و 6-17. وتظهر السبلات والبتلات والأسدية والكرابـل أيضاً من الانقسـامات المحيطية في الطبقة الثانية للقمة في زهرة الرجلة [485]. والدراسات التي من هذا النوع تؤيـد وجهة النظـر التي تقول إن الأعضـاء كلها أعضـاء جانبيـة من قمة الغصن، ويمكن تفسيرها كفرق لإظهار تركيب يشبه الورقة.

وفي الـزهرة فـوق المتاعيـة للونكـة Vinca rosa [48]، تتكـون السبـلات في تعـاقب حلـزوني. ثم تتوسـع القمة بسرعـة وتكون البتـلات الخمسة في آن واحـد. وفي هذه



(شكل 6-16) قطاع طولي لقمم Aquilegia صنف Truncata. (أ) القمة الخضريـة. x 392. (ب) القمـة الانتقالية، توضـح التغيرات في الطول والعرض. x 352.

(From Tepfer, [500]Plates 48a and 50b, pp.581 and 585. Originally published by the University of California Press; reprinted by permission of the Regents of the University of California).



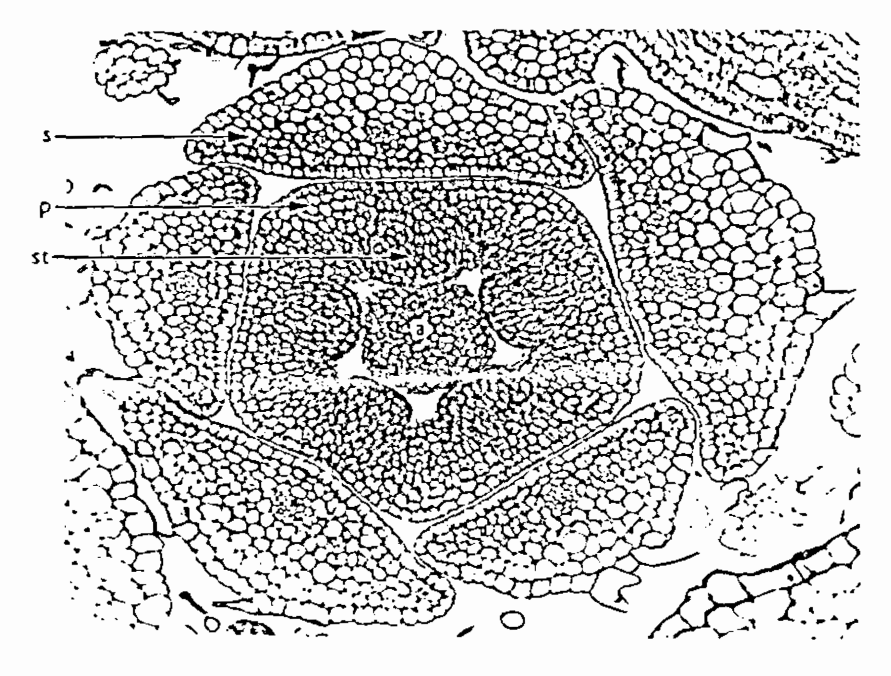
(شكل 6-17) قطاع طولي للقمم الزهرية النامية لنبات Aquilegia. (أ) تكون القمة الانتقالية قنيبات (br). x 276. (ب) نمو زهرة بسيلة (s)، بتلة (p)، سداة (st)، سداة عقيمة (sd) كربلة (c) المنشأ. x 152.
(Form Tepfer, [500] Plates 51b and 56b, pp.587 and 597. Originally published by the University of California Press; reprinted by permission of the Regents of the University of California).

الزهرة المتحدة البتلات تتحد البتلات أثناء التطور العرقي وتكون الجزء العلوي لأنبوبة التويج؛ ويتكون الجزء السفلي بواسطة النمو المنطقي في المناطق القاعدية الشائعة لكل من البتلات والأسدية. واتحاد البتلات والأسدية يمكن مشاهدته بوضوح في القطاعات العرضية للزهرة النامية (شكل 6-18).

ويتقلص كثيراً قطر القمة الزهرية عند نهاية تكوين الأسدية، ويتكون منشأ السبلات والبتلات والكرابل بواسطة الانقسامات المحيطية في الطبقات الثانية للكساء والطبقات الخارجية للجسد [49]. وفي المراحل المبكرة للنمو، نجد أن منشأ السداة لا يشبه منشأ البتلات (شكل 6-19 أ). وفيما بعد، يعطي النمو البيني عند قاعدة منشأ السداة منطقة قصيرة بدون خلايا جرثومية، والخيط filament، عبارة عن بروز من الجزء الطرفي للمتك anther. ويحدث نفس الشيء في أسدية زهرة Downingia [302]. وتنقسم طبقة تحت بشرية أثناء نمو المتك لتعطي جدار الحافظة الجرثومية (بدلاً من البشرة)، وجزء الجذر المغذى Topetum، ونسيج الحافظة

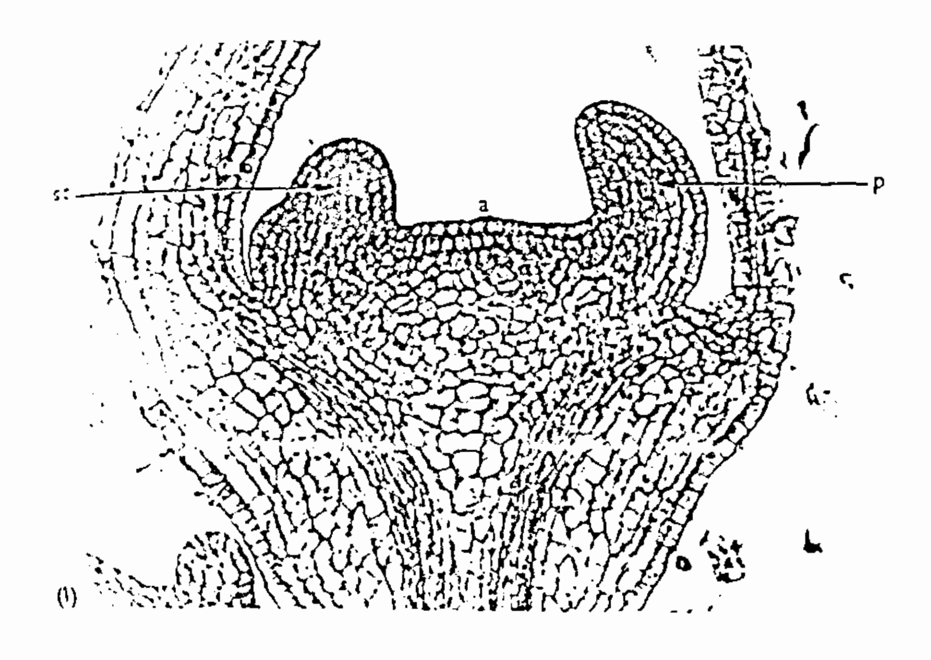
الجرثومية (شكل 6-20 أ و ب). وينقسم نسيج الحافظة الجرثومية فيما بعد مكوناً حبوب اللقاح أو جراثيم صغيرة، والجذر المغذى عبارة عن طبقة من الخلايا تقوم بإمداد المواد الأيضية إلى خلايا الحافظة الجرثومية.

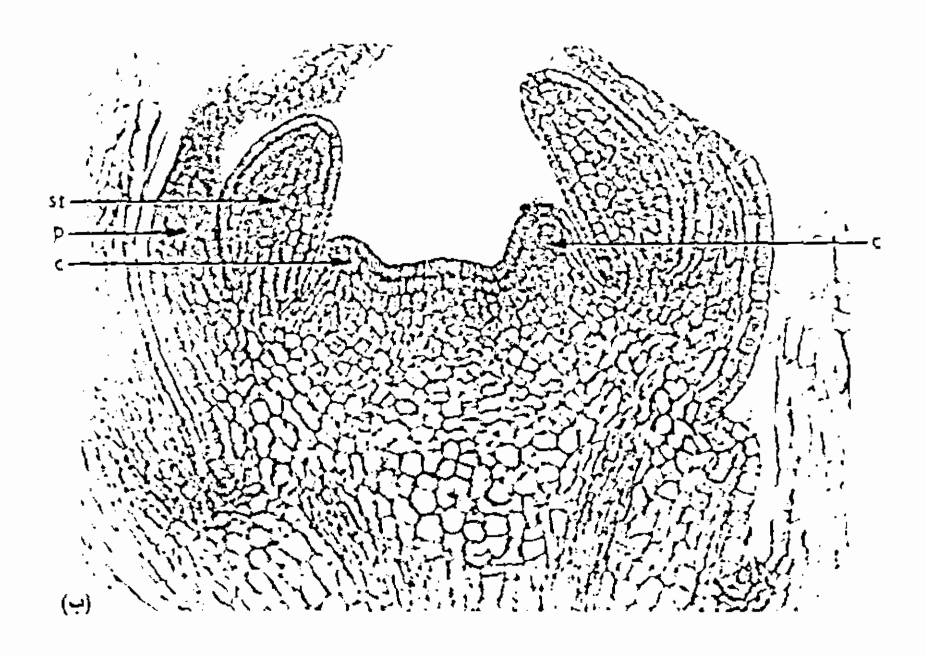
وبعد تكوين الأسدية، يزداد قطر المرستيم الزهري مرة أخرى، وتنهض خلايا المحيط لتكون الحلقة المرستيمية. ويتكون منشأ الكربلة في مركزين متقابلين في هذه الحلقة (شكل 6-19 ب). وتتكون فيما بعد الأعضاء المعقمة من أجزاء الحلقة المرستيمية [49]. والدراسات الدقيقة لندو الأعضاء الجانبية في زهرة Downing توضح، أن ما يشبه الأوراق، وأن أعضاء الزهرة تمتلك قمة، حافية، وفي بعض الأحيان نمواً علوياً. وتمر السبلات بالنموات القمية والحافية والبينية، كما تعمل البتلات، ولكن هذا النمو القمي قصير العمر، ويوجد نشاط كبير للمرستيم اللوحي [301]. وحتى في منشأ السداة، السميكة التي تمتلك قمماً أعرض من منشأ السبلات والبتلات، يمكن كشف النمو الحافي. وتظهر الكرابل أيضاً النمو الحافي، ويمتلك المرستيم المجاور للمحور الذي يساهم في النمو في السمك [302]. ليس في بدايتها



(شكل 6-18) قطاع عرضي للزهرة الفتية للونكة، توضح القمة الزهرية (a) والسبلة (s)، البتلة (p) والسداة (st) المنشأ. x 205.

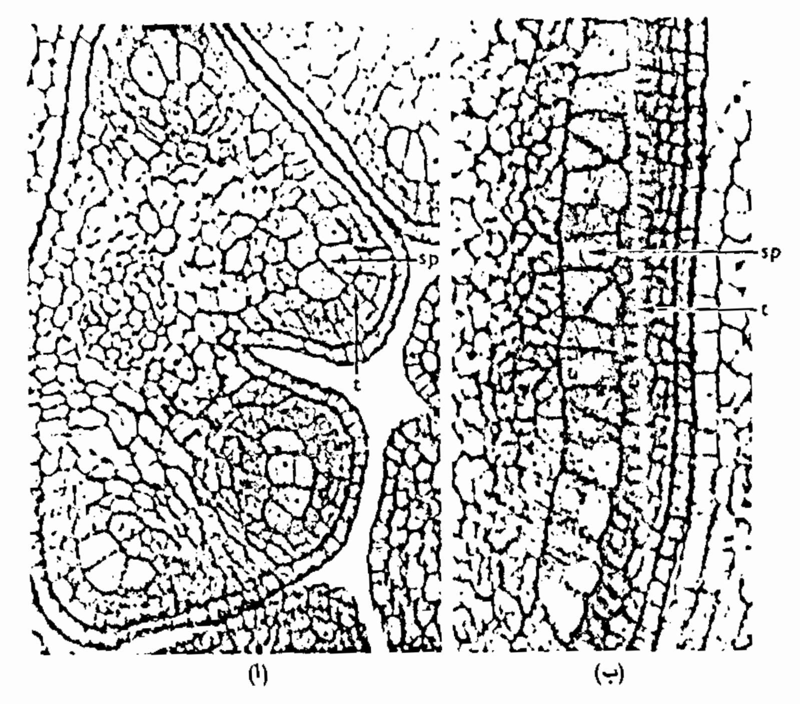
(From Boke, [48], Fig.8, P.416).





(شكل 6-19) قطاع طولي لأزهار الونكة النامية. (أ) بتلة (p) سداة (st) تكون المنشأ بواسطة القمة الزهرية (a). 230 x. (ب) طور متأخر قليلاً؛ كربلة (c) تكون المنشأ الآن. 196 x.

(From Boke, [49], Figs.3 and 15, pp.536 and 540).



(شكل 6-20) نمو أسدية الونكة. (أ) قطاع عرضي للسداة توضح نمو خلايا الحوافظ الجرثومية (sp) الطبقة المغذية (t). 395 x. (ب) قطاع طولي لجزء من المتك، يوضح نمو نسيج الحوافظ الجرثومية (s) والطبقة المغذية (t). 410 x.

(From Boke, [49] Figs.10 and 13, pp.538 and 540).

فقط ولكن في أسلوب نموها، ويمكن مقارنة الأعضاء الجانبية للزهرة بـالأوراق، وكما سبق شرحه وبدون شك سجلت مرحلة فسيولوجية مختلفة لقمة الأباء. ويعتقد بعض الكتاب أن الأسدية، في الخصوص، هي التي تظهـر تطابقـاً أكثر مـع محور السـاق مقارنة بالأوراق. جزئياً بسبب المنشأ المتأصل [446]. وبدون شك إن الأعضاء الجانبية للزهرة يمكن مقارنتها بسهولة مـع الأوراق في بعض الأنواع الأخـرى. ومن المحتمل دراستها تطورياً كتعبير للحالات الفسيولوجية المختلفة للقمة.

تكوين السداة واللقاح

(Development of the stamen and pollen)

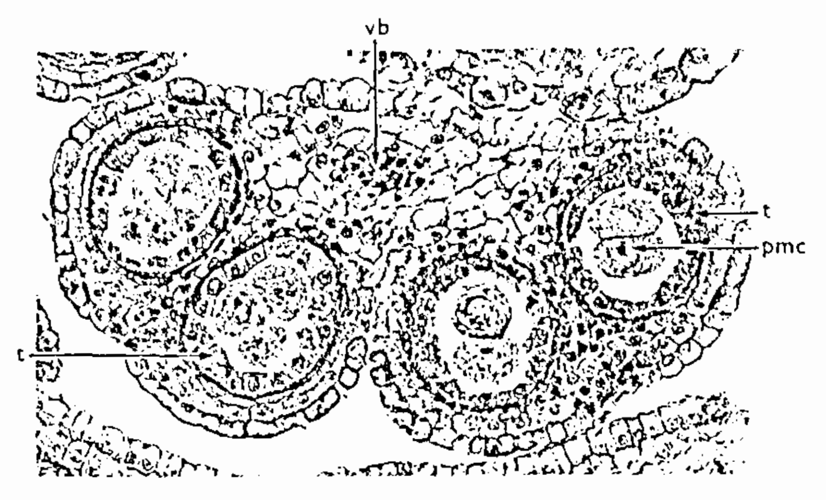
وحديثاً يوجد قدر هائل من الدراسـات على تكـوين السداة وحبـوب اللقاح، ليس باستعمال التقنيات التشريحية الكـلاسيكية فقط ولكن أيضـاً بالتصـوير الإشعـاعي الذاتي وكيمياء النسيج وكل من مجهـري المسح والنقـل الالكتروني. ومجهـر المسح

الالكتروني عبارة عن آلـة، تشبه مجهـز النقل الالكتـروني المعتاد، ولكن يعطي بؤرة عميقـة. وفحصت العينات كليـة بدلاً من قطـاعات، والـدراسة اقتصرت عـلى الهيئة السطحية.

وتكوين خلايـا الأم للقاح واللقاح الذي يسبب اهتماماً سيتولوجيـاً خاصـاً لعدة أسباب: على سبيل المثال، خلايا الأم للقاح هي مركز للانقسام الاختزالي في النباتات الراقية، وانقساماتها الخلوية غالبـاً ما تتـزامن؛ وأيضاً، حبـوب اللقاح هي الحـامل للأمشاج الذكرية، وتكون جدار اللقاح له أهمية تشخيصية.

ويتكـون المتك الفتي في الغـالب من 4 ـ فصوص في المـراحل المبكـرة للنمـو كمـا تصبح خلايا الطبقة تحت البشريـة متميزة في كـل فص (شكل 6-19). وينقسم هـذا النسيج، النسيج الجرثومي arch esporuim، احديدابيـاً، مكونـاً الطبقة الجـدارية الابتـدائية إلى الخـارج والطبقة الابتـدائية للحـافظة الجـرثوميـة إلى الداخـل [537]. وتنقسم الطبقة الجدارية الابتدائية مرة اخـرى مكونـة عدداً متفـاوتاً من الطبقـات الخلوية مكـونة، من الخـارج، في الطبقة المتـوسطة endothesciums، تحت البشرة، وطبقة وسطية واحدة أو أكثر، والجذر المغذى Tapetum، الذي يتكون في الغالب من طبقة واحدة من الخلايا (شكـل 6-21). وطبقاً لـلانواع النبـاتية، ربمـا تقوم خـلايا الحافظة الجـرثوميـة الابتدائيـة إما بـالعمل مبـاشرة كخلايـا الأم للقاح (pmc)، أو تنقسم فتيلياً لتكون عدداً كبيراً من خلايا الحـافظة الجـرثوميـة. ويستخدم الجـذر المغذى في تكوين حبوب اللقاح، ويعتبـر مصدراً هـاماً لمـواد الأيض. وخلايـا الجذر المغذى ربما تكون عديدة الأنوية أو عديدة الصبغات الداخلية، في الأنـواع المختلفة. وتنقسم كـل خلية الأم للقـاح بواسطـة الانقسام الاختـزالي لتعطى جرائيم صغـيرة ربـاعية أو حبـوب لقاح. ولقـد درست التغيرات في الأيض الخلـوي لهذه التطـورات بواسطة تقنيات مختلفة. وفي بعض الحالات غير معروف ما إذا كان البعض من هذه الدراسات، قد أجريت على أنواع منفردة، أو ذات مغزى عـام. حيث إن الكثير منهـا له أهمية كبيرة وستناقش هنا.

ولقد أوضحت دراسات كيمياء النسيج في متوك الذرة إن تـركيز RNA والبـروتين ينخفض من وقت تكوين خلايـا الأم للقاح إلى حـين الانقسام الاختـزالي. ولا توجـد زيـادة أثنـاء الانقســام الاختــزالي [371]. وفي متـوك نبـات Paeonia يـزداد RNA السيتوبلازم والبروتين في الخلايا الجرثومية المتتالية وخلايا الأم للقاح قبل الانقسام الاختزالي. وتزداد كمية RNA والبروتـين في سيتوبـلازم خلايـا الجذر المغـذى أثناء الانقسام الاختزالي، ويصل أعلى درجة وقت فصل الرباعيات [449]. وتفقد خـلايا الأم



(شكل 6-21) قطاع عرضي لسداة الكابومبا Cabomba، موضحاً المتك الذي يحتوي على فصين و 4 أكياس لقاح. الحزمة الوعائية (vb) في منطقة التوصيل يمكن رؤيتها. pmc، خلايا لقاح الأم: t، الطبقة المغذية. 250 x.

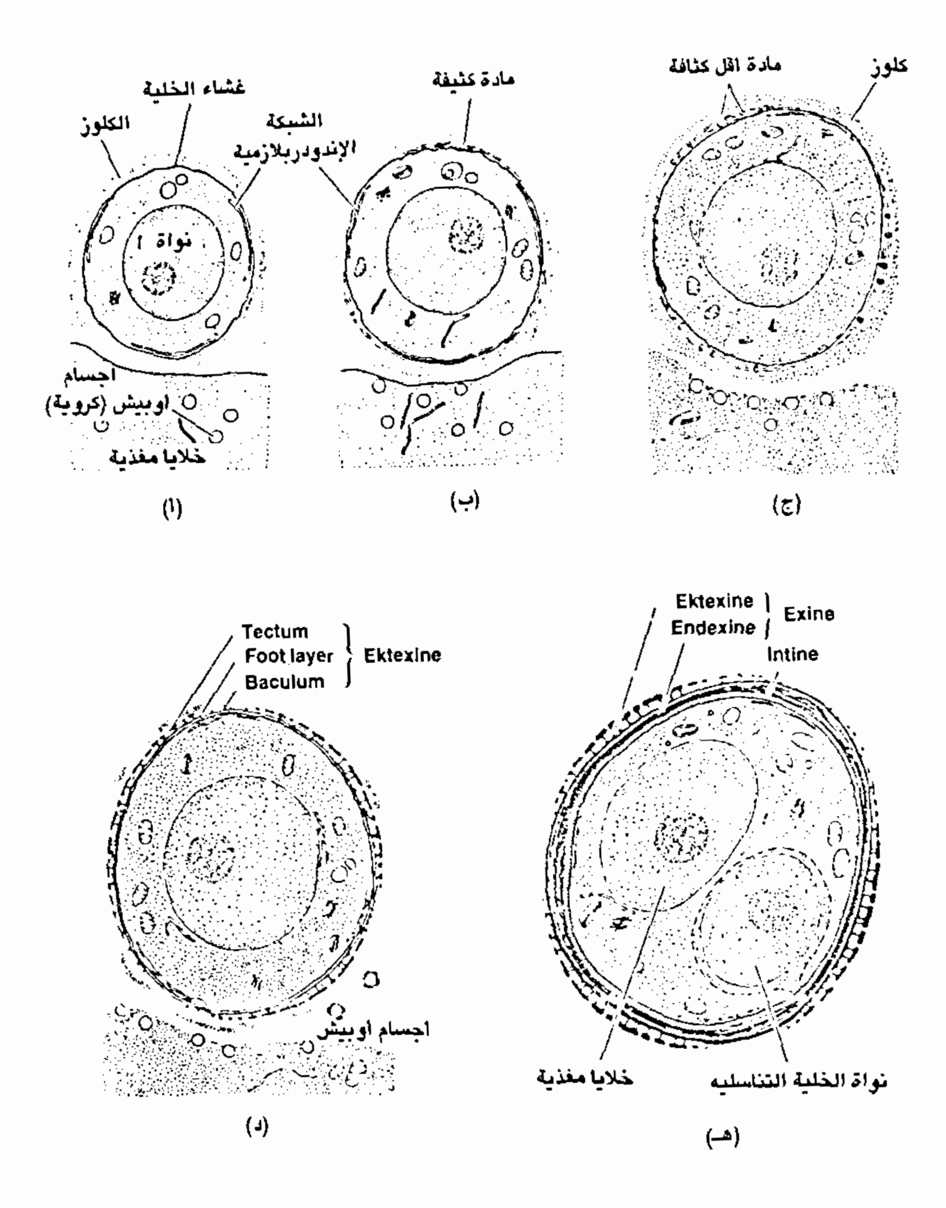
للقاح اغلب RNA السيتوبلازم والبروتين وقت تكوين الجراثيم الصغيرة، ولكن بعد الانقسام الاختزالي في الجراثيم الصغيرة تزداد هذه المادة مرة ثانية، وفي نفس الوقت يتكسر الجذر المغذى [449]. ولقد تم التوصل إلى نتائج مشابهة بعد عدد حبوب الفضة في صور الإشعاعي الذاتي للمثوك المضاف إليها الساتيدين ـ ^3H أو الليوسين ـ ^3H وبالنسبة إلى نذير RNA والبروتينات. ويتضح أن البروتينات ونذائرها من المحتمل أن تزود إلى خلايا الأم للقاح بواسطة الجذر المغذى.

ولقد تركز قدر كبير من الاهتمام على علاقات تطور الجراثيم الصغيرة مع بعضها ومع الجذر المغذى. وفي عشب اللوليم، على الأقل، أثناء الطور التمهيدي للانقسام الاختزالي تتصل خلايا الأم للقاح بواسطة أشرطة كثيرة من السيتوبلازم، وتسمى في بعض الأحيان بقنوات Cytomictic. وهذه القنوات تقطع في بعض الأحيان أثناء الانقسام الاختزالي، وجدار مثقب من كالوز الكربوهيدرات ويتكون «الجدار الخاص» حول الجراثيم الرباعية. ويتضح أن وجود قنوات السيتومكتك Cutomictic يعني أن خلايا الأم للقاح تشاطر سيتوبلازماً عاماً، مما ينتج عنه السلوك المتزامن لأنويتها. وزيادة على ذلك، الفروق التي ربما تعبر عنها حبوب اللقاح فيما بعد، مثل إظهار أنظمة عدم التكافؤ المختلفة، ربما ترجع إلى طبيعة عدم تأثر جدار الكالوز، وبذلك نجد أن النموات اللاحقة تأخذ مجراها في عزلة نسبياً [255]. ومن دراسات المجهر الضوئي باستعمال لقاح نبات Arnebia، هناك ادعاء بأن المادة النووية ترتحل خلال القنوات السيتوبلازمية [21]. وفي أنواع الأركيدات التي تتكون فيها حبوب اللقاح في

مجموعات، تستمر الاتصالات السيتوبلازمية إلى حين نضـج اللقاح، وأن الإنقسـام الخلوي لحبوب اللقاح في هذه الأنـواع أيضاً متـزامن [252]. ويتضح أن نتـائج هـذه التجارب التي أضيف إليها التايميدين ـ ^{14}C إلى الأزهار النامية لعشب اللوليم تؤيـد وجهة النظر التي تقول إن جدار الكالوز غير منفذ نـوعاً مـا. وترتحـل المادة المـرقمة بحرية إلى خلايا الحافظة الجرثومية إلى طور pachytene للانقسام الاختـزالي، ولكن بعـد هذا الطـور تفشل في الـدخول إلى خـلايـا الأم للقـاح إلى حـين تكسر الجـدار الرباعي. والجراثيم سوف تكون قادرة على أخذ العناصر بعد انطلاقها. ويتضـح أن جدار الكالوز ربما يقوم بوظيفة تنظيم حركة المواد، وخـاصة الجـزئيات الكبـرى، في كيس اللقاح [255]. ويظهر أن جدار الكالوز يمارس بعض الكبح على الجـراثيم، حيث إنها تزداد كثيراً في الحجم بعد انطلاقها من رباعياتهـا [371]. ويعتقد أن الكـالوز يتم تركيبه بواسطة ديكتوسومات خلايا الأم للقاح [157].

وأثنـاء الأطوار المبكـرة من تكوين حبـوب اللقاح، تتكـون أجسـام صغـيرة، من الأجسام الكروية ـ الأولية في خلايا الجـذر المغذى، وبعض الأحيـان ناحيـة الوجـه الداخلي لهذه الخلايا (شكل 6-22 أ). وعندما يتكسر كالوز الجدار الربـاعي، وكذلـك جدر خلايا الجذر المغذية، وتنبثق الأجسام الكرويـة الأولية إلى كيس اللقـاح (شكل 6-22 جـ). وفي هـذه المرحلـة تغطى بغير انتظـام بالسبـوروبولنـين sporopollenin، المادة التي تتكون عـلى الجدار الخـارجي لحبة اللقـاح. ويطلق عليها الآن الأجسـام الكـروية أو Ubisch bodies. ويستمـر ترسب السبـوروبولينـين على كـلا الجسمين الكـرويين والجـدار الخارجي لحبـوب اللقاح النـامية؛ ويقتـرح أن هذه المـادة ربما تتركب من المواد المنطلقـة إلى كيس اللقاح بتكسر كـلا الجدارين الخـاصين للكـالوز وجدار خلية الجذر المغذى [156، 253]. وهكذا نجد أن النذائر ربمـا يتم تركيبهـا في كل من الجراثيم الصغيرة الفتيـة وفي خلايـا الجذر المغـذى. وفي عشب اللوليم، تتكـون مجموعة من الأجسام الكروية في خلايا الجذر المغذى مباشرة بعد الأجسام الكـروية ـ الأولية. وتهتم هذه الأجسام بتركيب عُدّة اللقاح pollen kitt، ومـادة صبغ الغـراء التي تغطي حبة اللقاح الناضجة [250].

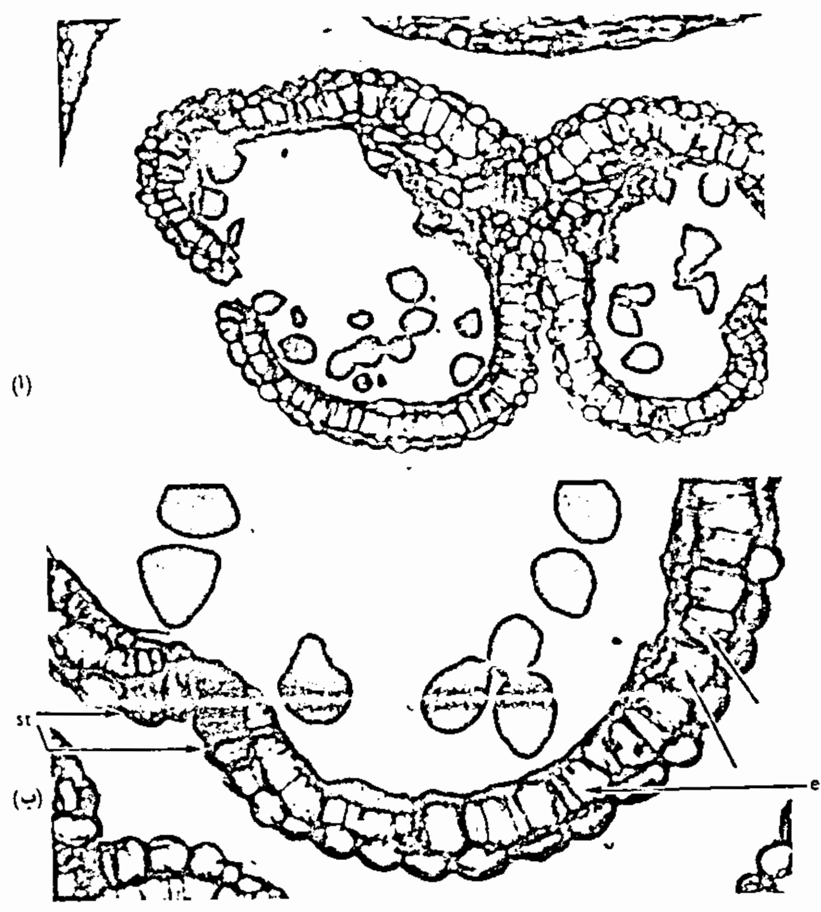
وفي وقت تكسر خلايا الجذر المغذى وانبثـاق الأجسام الكـروية إلى كيس اللقـاح، تمتد خلايا الطبقة الداخلية في الاتجاه القطري وتتكون قضبان التغليظ القطري على الجانب الداخلي لجدار الخلية. وفي الأنواع النباتية المختلفة، هذا ربما يكون أنمـاطاً متنوعة [434]. وفي العفينة يتكون هذا التغليظ أساساً من α ـ سيليولوز، ولم يتم العثور على اللجنين في اختبـارات كيمياء النسيـج المختلفة [183]. وفي بعض الأنـواع النباتيـة الأخرى، على الأقل، يعتبر التغليظ في الغالب تلجننا، ولكن المطلـوب دراسات أخـرى



(شكل 6-22) تكوين حبوب اللقاح (أ) و (ب) الشبكة الأندوبلازمية تكون السيتوبلازم، تعين المكان المستقبلي للمسام. مادة الألياف الكثيفة تغطي الخلية في المناطق التي لا توجد بها شبكة إندوبلازمية أو تتكون أجسام Ubisch في الطبقة المجاورلة للخلايا المغذية. في (أ) - (د) يحاط الكلوز بخلية حبة اللقاح. (د) يتناقص الكلوز وجزء من exime، ويتكون ektexine. وتتحرر الأجسام الكروية او Ubisch من الطبقة المغذية. (هـ) ويتكون endexine و intine حول حبة اللقاح الناضجة، وتنقسم النواة لتكون خلية خضرية أو أنبوبية ونواة الخلية التناسلية.

(From Echlin, [155] Figs. 5-9, pp.86 and 87. Copyright (1968) by Scientific American, Inc. All rights reserved).

حول هذه النقطة. ولقد اقترح Fossard [183] أنه أثناء النمو الكثير للمتك نجد أن المادة المتكونة من الجذر المغذى تثبط نمو الطبقة الداخلية، ويحدث هذا فقط بعد توقف تركيب السبوروبولينين وتحطم الجذر المغذى، بعد ذلك يمكن أن تنمو الطبقة الداخلية. ويعتبر هذا النسيج مهماً وظيفياً، حيث إنه يشترك في تفتح المتك (شكل 23-6). والطبقة الداخلية لا تتكون حول كل محيط كيس اللقاح، ولكن يبقى شريط من خلايا رقيقة الجدر، Stomium. وهذه الخلايا الأخيرة تمر إما عمودياً على طول المتك، بين فصوص مجرى كل متك، أو تكون شريطاً محيطياً قرب قمة فص المتك. ويحدث التفتح في منطقة stomuim؛ والآلية الدقيقة تتطلب دراسات لاحقة. والعوامل



(شكل 23-6) قطاع عرضي في متك البرقوق (أ) يوضح التفتح. حبوب اللقاح موجودة في أكياس اللقاح. 150 x (ب) منظر واسع لمنطقة جدار المتك، يوضح الخلايا المسطحة (e) مع قضبان التغليظ (الموضحة بالأسهم) والجدر الرقيقة للخلايا الثغرية (st.). 300 x.

(Slide by courtesy of DR. G.L. Wesbter).

التابعة لتمايز أنواع النسيج المختلفة، stomuim، في بعض المناطق الواضحة في المتك تتطلب البحث.

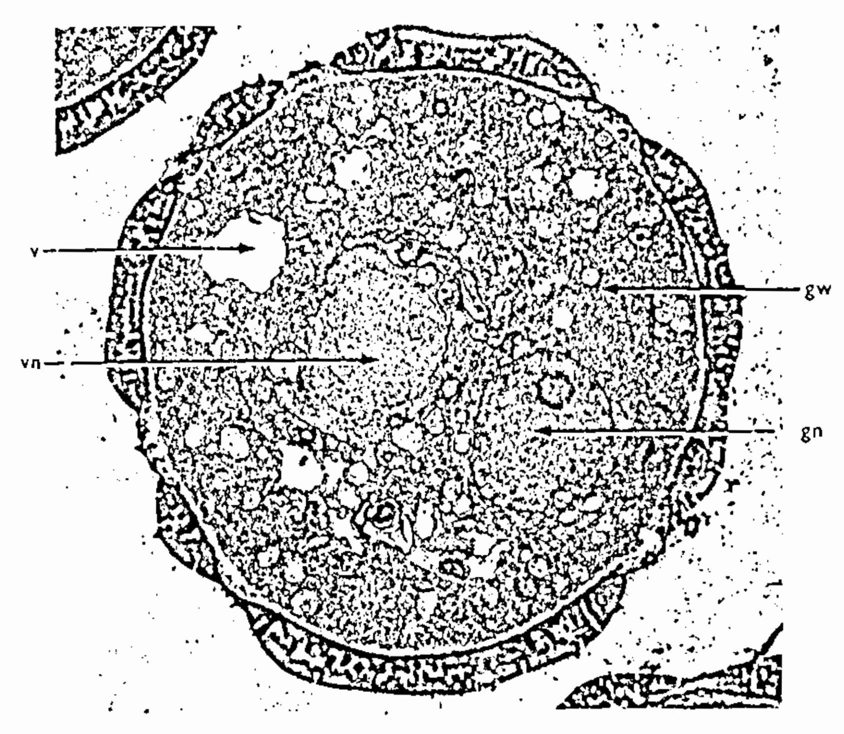
ولقد تعرض نمو جدار حبة اللقاح العالي التخصص إلى دراسات كثيرة. واللقاح، بالطبع، مهم جداً بيولوجياً، حيث إنه الحامل للأمشاج الذكرية. كما أنه يكون المخاطر الصحية لبعض الأفراد، الحساسين إلى لقاح الأنواع النباتية الخاصة ويعانون من حمى القش. ويوجد الكثير من حبوب اللقاح في الجو؛ ويمكن أن تحمل مسافات لا تقل عن 640 كيلومتراً، أو ربما أكثر. وبسبب طبيعة جدارها نجد أن حبوب اللقاح مقاومة جداً إلى التحلل، ولقد وجدت حفريات حبوب اللقاح في الترسبات التي يصل عمرها إلى 100 مليون سنة [155]. وفي الغالب هناك تشابه كبير بين حبوب اللقاح الغضة والمتحجرة، حتى عندما تفحص بمجهر المسح الالكتروني [351]. وسبب هذا الاحتفاظ الجيد، المقرون بالصور التركيبية الخاصة لجدار حبة اللقاح، الذي يسمح في الغالب بالتعرف على حبة اللقاح على مستوى الأنواع النباتية، وتستعمل حبوب اللقاح بكثرة بواسطة علماء البيئة. ويمكن ترسيخ طبيعة الكساء الخضري السابق لمنطقة معينة من حبوب اللقاح الموجودة في ترسبات الحت. وهذا يعطي احتمالاً جزئياً بسبب الكميات الكبيرة لحبوب اللقاح التي تنتجها بعض النباتات. على سبيل المثال، غابات التنوب الفضي لجنوب ووسط السويد يقال إنها تنتج 75,000 طن من حبوب اللقاح في السنة [155]؛ وبالأخذ في الاعتبار وزن حبة اللقاح، يعتبر هذا كمية هائلة.

وبينما لا زالت حبوب اللقاح داخل جدار الكالوز الخاص، يتكون جدار الجرثومة الذي يسمى primexine. وهذا الجدار سيليولوزي [158]. وفي بعض المناطق المحيطية للجراثيم الفتية تستلقي أشرطة الشبكة الأندوبلازمية مباشرة تحت البلازماليما (شكل 6-22 أ و ب)؛ ولا يتكون جدار في هذه المناطق، التي تكون المراكز للثقوب (أو مسام) المستقبلية [157، 248]. وفي بعض الأنواع النباتية، تتكون الثقوب أو الأخاديد عند نقطة اتصال الخلايا الرباعية، أو إلى خارج الخلايا الرباعية. وتمثل الثقوب المنطقة الرقيقة في الجدار الذي ربما تخرج منها أنبوبة اللقاح عند الإنبات. وعدد الثقوب أو الأخاديد ثابت لكل نوع. والتحكم الجيني حول هذا النمط في primexine يرجع إلى نواة الجرثومة الأحادية الصبغة [248].

ثم بعد ذلك يتكون الغلاف الخارجي للجرثومة Exine. وتبدأ في الظهور نذائر القضيب التي تشبه ـ العويميد من السطح (شكل 6-22 د). ثم تنتشر الأطراف العلوية والسفلية للقضيب جانبياً مكونة السطح السامي، ويسمى في بعض الأحيان الحائط muri، والأرض. وتكون الأعمدة والسقف والأرض ektexine (شكل

22-6 هـ)، الـذي يصبح متشربـاً بالسبوروبـولينـين. وفي هذا الـوقت ينكسر جـدار الكالوز، وتنطلق حبوب اللقاح [155، 251]. وهكذا يتكون نمط مميز من الغلاف الخارجي للجرثومة بينما الجراثيم الصغيرة لا زالت داخـل جدار الكـالوز وإذا كـان هذا غـير منفذ، فيجب أن يتبعه نمط محدد بواسطـة النواة الأحـادية الصبغيـات [250]. وطرف الغلاف الخارجي، الذي يعتبر جـزءاً من الغلاف الخـارجي، يتكون تحت ektexine، وأخيراً يتكون الجدار السيليولوزي الداخـلي، intine، داخل هـذا (شكل 6-22 هـ). ولقـد أشار Godwin [214] إلى أنـه إذا كان النظـام المرفـولوجي الـذي يتحكم في هذه الحالات معروفاً، فربما يكون عرضة للتجارب (او للدراسة). ونظام التحكم الـوراثي الذي يحدد الانماط المعقدة بوضـوح سوف يكون هاماً جداً.

وعند هذا الوقت تلتحم الحويصلات الصغيرة في سيتـوبلازم حبـة اللقاح لتكـون حويصلة كبـيرة، وتنقسم النواة لتعطي الأنـوية المـولدة والأنـوية الخضريـة (شكلا 6-22 و 6-24). وفي سيتوبلازم حبة اللقاح، يـوجد تـركيب يسمى الشبكة المعقـدة،



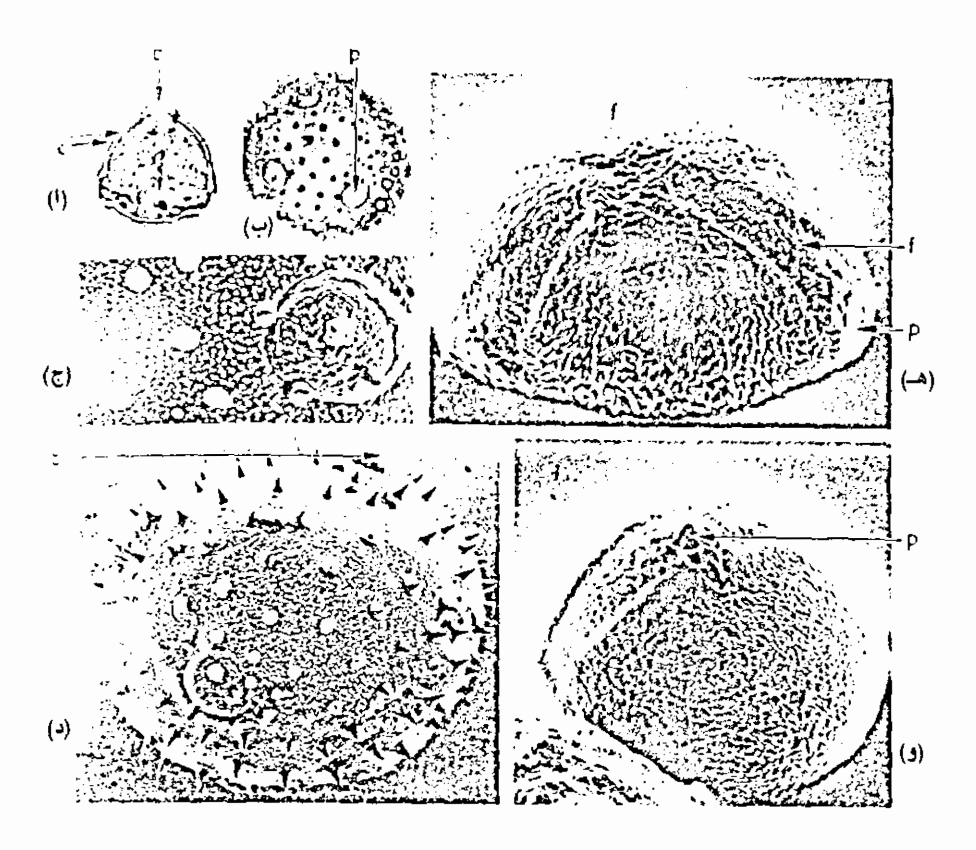
(شكل 6-24) صورة المجهر الالكتروني لقطاع رقيق لحبة لقاح الشمندر. حبة اللقاح ثنائية الأنـوية في هذه المرحلة، ونواة خضرية (vn) وخلية تناسلية مع النواة (gn) وسيتوبلازم محاط يحيط بـه الجدار (gw)، v، حويصلة. 5000 x.

(From Hoefert, [260], Fig.11, p.367).

ويتكون من الشبكة الإنـدوبلازمية والريبوسومات المرافقة [260]. والانقسام الذي يحدث في حبة اللقاح هو انقسام متماثل، والخلية المولدة مفصولة عن الأنوية الخضرية والسيتوبلازم بواسطة جدار منحنٍ (شكل 6-25) [14]. وهذا الجدار يشبه الجدار الناتج من الانقسامات غير المتساوية في الأجزاء الأخرى من النبات (قارن الأشكال 2-9 و 5-28). وفي الأركيدات، نجد أن النواتين الناتجتين عن الانقسام مختلفة في الشكل. والجدار الخارجي لحبة اللقاح الآن قد صنع بطرق متميزة الاختلاف (شكل 6-26). وربما يوجد أخدود واحد أو أكثر، ويمكن تمييز ثقوب الإنبات تحت المجهر الضوئي ومجهر المسح الالكتروني (شكل 6-26).



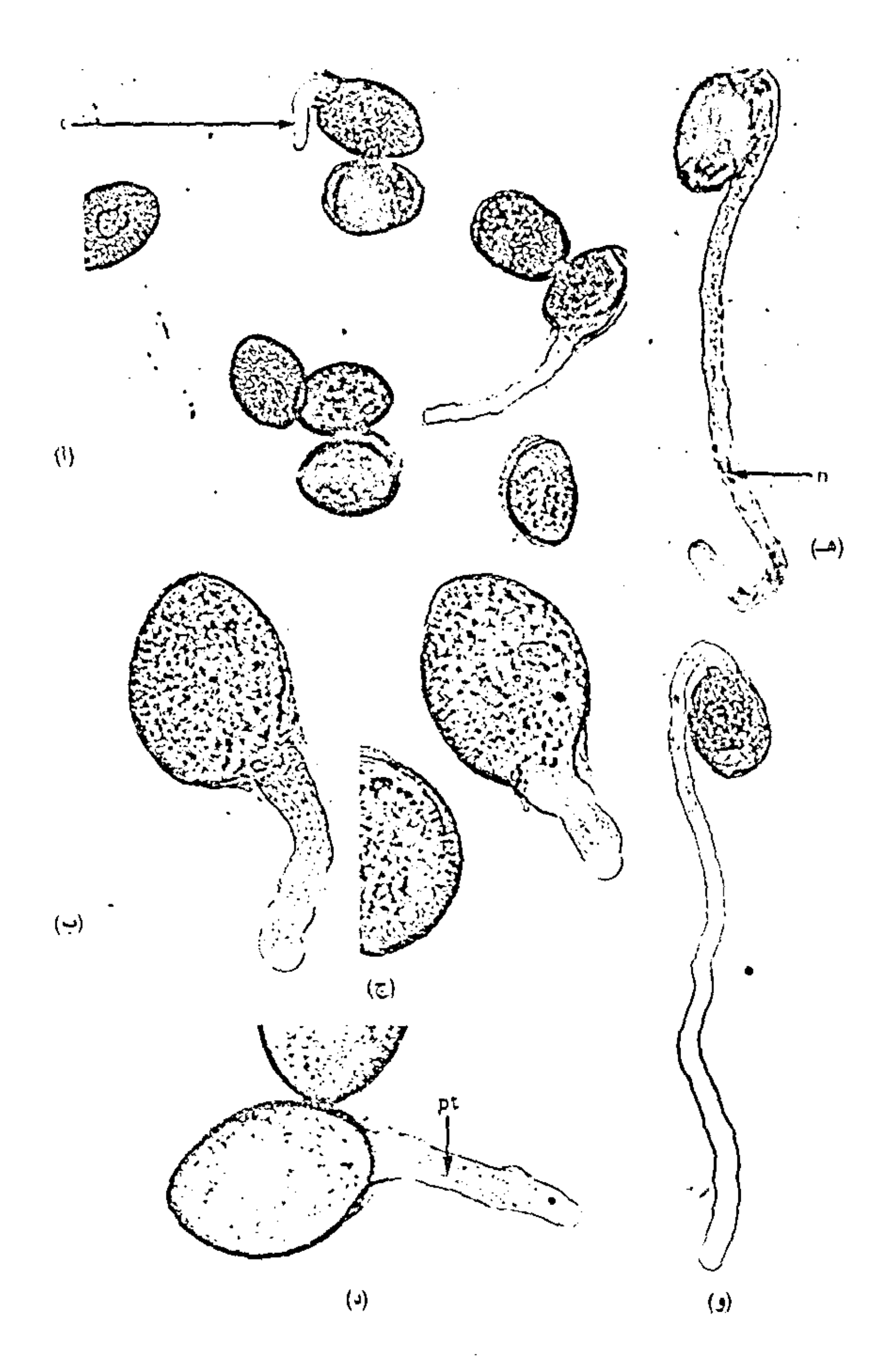
(شكل 6-25) صورة المجهر الالكتروني لجزء من حبة لقاح الشمندر، توضح انحناء الجدار (cw) تحدد الخلية التناسلية مع نواتها (gn) وسيتوبلازم عن بقية حبة اللقاح. المنطقة الداكنة على النواة التناسلية هي جسيم الصبغة. mt، ميتوكوندريا، مجاورة لجدار الخلية. x 13, 780.
(by courtesy of DR. L.L. Hoefert).



(شكل 6-26) حبوب لقاح الدخان والقرع. (أ) حبة لقاح الدخان، تظهر في القطاع البصري للمجهر الضوئي، يوضح exine (e) و intenie (i) والثقوب الجرثومية الثلاث (p). قارن (هـ) و (و). x 485. (ب) حبة لقاح القرع، كما تظهر تحت المجهر الضوئي. ثقوب عديدة (p) وبعض الزخرفة على exine يمكن مشاهدتها. قارن (ج) و (د). x 175. (ج) جزء من الجدار الخارجي لحبة لقاح القرع، كما تظهر تحت مجهر المسح الالكتروني. جزء من الجدار الخارجي لمنطقة المسام ترتفع بوضوح؛ يوجد بروزان مختلفان في الجسم على الجدار الخارجي. x 775. (د) كل حبة لقاح القرع كما تظهر تحت مجهر المسح الالكتروني. لاحظ المسام (p) البروزات التي تشبه العمود الفقري على الجدار الخارجي. البروزات التي تشبه العمود الفقري على الجدار الخارجي. قارن (ب). x 445. (هـ) و (و) حبوب لقاح الدخان كما تظهر بالزوايا المختلفة تحت مجهر المسح الالكتروني. حبة اللقاح الرباعية الجوانب تقريباً تحتوي على ثلاث ثقوب للإينات (p) كل منها يتكون في أخدود (f). ينشق تحت الجدار الخارجي في منطقة المسام. قارن (أ). x 1710.
((c) - (f) From photographs by M.S. York).

وفيما بعد، تنقسم النواة التناسلية لتعطي الأنوية الذكرية. وعند الوصول إلى سطح الميسم المناسب، تنبت حبة اللقاح معطية أنبوبة اللقاح خلال أحد ثقوب الإنبات (شكل 6-27).

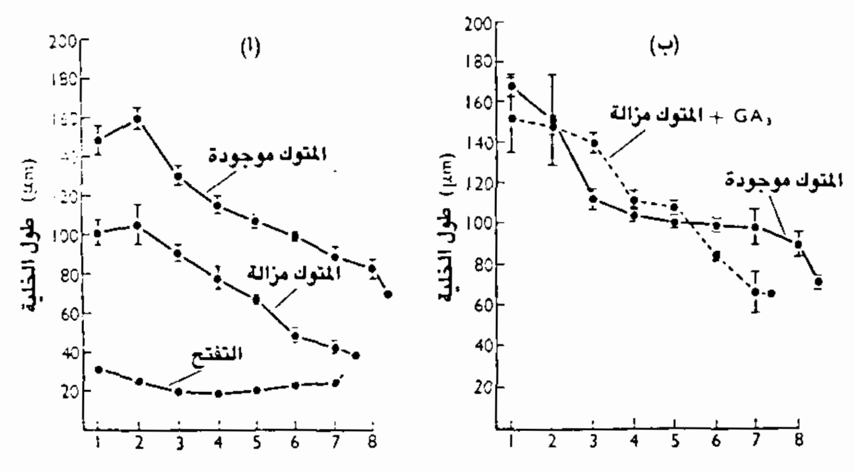
وتقترح الدراسات الحديثة التي تناولت بالدراسة تركيب المواد المختلفة بواسطة



(شكل 6-27) إنبات حبوب اللقاح لنبات Amaryllis، تنمو في 10% محلول سكروز. (أ) - (د) بعد ساعة في المحلول. ظهور انابيب اللقاح (pt) من الثقب. (أ) x 150 (ب) — (د) x 300، (هـ) و (و) بعد 5 ساعات من السكروز. انبوبة اللقاح طويلة إلى حد ما. n، نواة x 150.

حبة اللقاح والميسم أن العلاقة بين هذه الأعضاء معقدة. وأوضحت مستخلصات مياسم عشرة أنواع نباتية مختلفة وجود العديد من المركبات. ويعتقد أن المركبات الفينولية ربما تتفاعل مع مواد النمو لتتحكم في الإنبات ونمو اللقاح، وربما تحسب لمياسم خاصة تسمح بإنبات بعض حبوب اللقاح فقط [352]. واكتشاف عدد من أنزيمات التحلل في الجدار الداخلي للقاح في عشرة أنواع نباتية تقترح، على التعاقب، وربما يُساعد على اختراق الميسم [315]. وعندما تصل إلى المبيض، يحدث الإخصاب، وتندمج أحد الأنوية الذكرية مع نواة البيضة وتندمج الأخرى مع الأنوية القطبية. وستناقش هذه الحالة بالتفصيل في فصل 8.

وأثناء حدوث هذه الحوادث المهمة في المتك، يستطيل خيط الميسم. ومثل هذه الآلية ضرورية لتؤكد وصول اللقاح إلى الميسم في الكثير من الأنواع النباتية الذاتية الإخصاب. وفي حبة البركة Negilla تزداد طول الخيط 5 مرات، في 16 يوماً، بواسطة انقسام الخلية وتوسعها. والمرستيم البيني موجود، ونشاطه الأساسي قريب من المكان المركزي [219]. وفي التجارب التي أزيلت منها المتوك، يصل طول الخيوط إلى 59% فقط من طول الخيوط في الأسدية المتصلة، ولكن يمكن زيادتها إلى 87% بإضافة الجبرلين (شكل 6-28) [220]. ويتضح أن تأثيرات هذا الهرمون على توسع الخلية بدلاً من انقسام الخلية، لذلك ربما تشتمل على عامل آخر.



(شكل 6-28) تجارب على استطالة خيط سداة حبة البركة. (أ) تأثير إزالة المتوك على استطالة خلية البشرة في الخيوط. على المحور الأفقي مجموعة من 10 خلايا على طول الخيوط عند وقت تخنيث «المتوك» يظهر متوسط طول الخلية في الخيوط المتصلة وقت التفتح. تظهر المتوك متوسط طول الخلية في الخيوط المخنثة من نفس الزهرة. (ب) تأثير حامض الجبوليك على استطالة الخلية في الخلية عجينة البلانولين المضاف إلى قمم المتوك ـ الاقل خيوطا.

(From Greyson and Tepfer, [220] Figs.3 and 8, pp.973 and 975).

تكوين الكرابل والبويضات

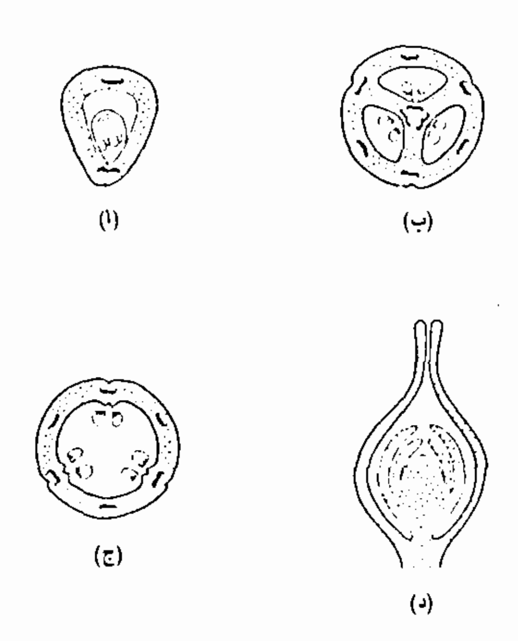
(Development of carpels and ovules)

وكما شاهدنا، في معظم الأنواع النباتية أن الكرابل تنشأ كأعضاء جانبية على المرستيم الزهري، في الغالب في أسلوب مشابه للأوراق، والقنابات والأعضاء الزهرية الأخرى.[524، 550] وفي أغلب الأنواع لا يستعمل المرستيم الزهري كلية في تكوين الكرابل [49]، ولكن في بعض الأنواع تتكون كربلة واحدة تشغل المكان الطرفي وفي حالة نبات Drimys lanceolata، الذي يحتوي على كربلة واحدة طرفية، الأمر مهم جداً من هذه الناحية، حيث إن الأنواع النباتية التي تنتسب إليه O. Winteri تحتوي على العديد من الكرابل الجانبية [524، 520، 529]. والفرق الكبير في الشكل عند نضج الكرابل لهذه الأنواع يرجع إلى الفروق في النشاط الخلوي. وفي كرابل معظم الأنواع يحدث في الغالب النمو الحافي والعلوي [49، 154، 302] وغالباً ما تحتوي الكرابل على ثلاثة مسارات وعائية، واحد ظهري واثنان من الأشرطة البطنية، ولو أنه لا هذا ولا تنظيمها بواسطة أي متغير له أثر [525، 527]. وفي الغالب تتزود البويضات بواسطة الأشرطة البطنية.

وفي بعض الأنواع النباتية، تبقى الكرابل كتركيبات منفصلة، وحامل البويضة جزء من النبات، المتاع gynoecium، يقال عنه سائب الكرابل apocarpous. وفي الأنواع الأخرى، يحدث الالتحام بين الكرابل بطرق مختلفة والمتاع متحد الكرابل Syncarpous. ويمكن اعتبار الكربلة على أنها تتكون من ثلاثة أجزاء، القاعدة والجزء الذي يحتوي على البيضة، ويسمى المبيض Ovary، وقلم السِّمة style والميسم stigma. والميسم هو المنطقة الذي تتكون عليه حبوب اللقاح؛ وتنمو أنبوبة اللقاح إلى قلم السِّمة ثم إلى المبيض.

وحتى في الأنواع النباتية التي تحتوي على كربلة واحدة، مثل قرن البازلاء، تلتحم حواف الكربلة معاً مكونة تدريز stuture.وفي المتاع المتحد الكرابل، ربما يحدث الاندماج في منطقة المبيض، تاركاً المياسم والأقلام حرة، أو ربما تتحد أيضاً مكونة تركيباً مفرداً تقريباً. واتحاد الكرابل ربما هو ناتج عن النمو المنطقي، عندما يدمج تمركز النمو المستقل في الطور المبكر من النمو وينشغل كل المحيط في النمو العمودي (الاندماج الخلقي أو الفطري)، أو ربما يحدث الاندماج بين الكرابل المنفصلة بطرق مختلفة أثناء التطور العرقي (الاندماج ما قبل الفطري) [121]. وإذا طويت الكربلة قبل اتصالها، نجد أن المبيض يحتوي على فراغات عديدة أو حجيرات locules؛ وإذا لم يحدث الطي، يتكون المبيض من حجرة واحدة.

وتولد البويضات على المشيمة placenta، منطقة من النسيج تقع حيث تندمج حواف كربلة واحدة أو أكثر من واحدة. وتندمج الحزمتان البطنيتان من حواف الكرابل وتزود المشيمة والبويضات. وتبعاً لمكان المشيمة، ربما تتكون أنواع مختلفة من المشائم (شكل 6-29). وأعداد المشيمة في الغالب تساوي عدد الكرابل. والمتاع السائب الكرابل يوصف في بعض الأحيان بالوضع الجداري marginal. أما المتاع المتحد الكرابل، فيوصف بالمشيمة المحورية axile placenta. وإذا تكونت المشيمة على الحواف المندمجة لنفس الكربلة، وحصلت على امدادها الوعائي من مسارات تلك الكربلة (شكل 6-29 ب)؛ فذلك يعتبر مدارياً parietal، أما إذا تكونت المشيمة على الحواف المندمجة للكرابل المختلفة وحصلت على إمدادها الوعائي من الكرابل المختلفة (شكل 6-29 جـ) [417]. فذلك لا يعتبر مدارياً وهذا التمييز ليس صارماً دائماً. وفي بعض العائلات، تولد البويضات على نسيج العويميد المتكون من قاعدة المبيض (وضع مشيمي مركزي سالب free central placent)، أو توجد بيضة واحدة في قاعدة المبيض (مشيمة قاعدية basal placentation شكل 6-29 د). ويعتقد أن هذه الأنواع تشتق في المشيمة المحورية [154 و 417].



(شكل 6-29) أنواع الوضع المشيمي. (ا) حافي. (ب) محوري. (جـ) جداري. (د) قاعدي.
(From Puri,. [417] Table 1 (in part), p.60s).

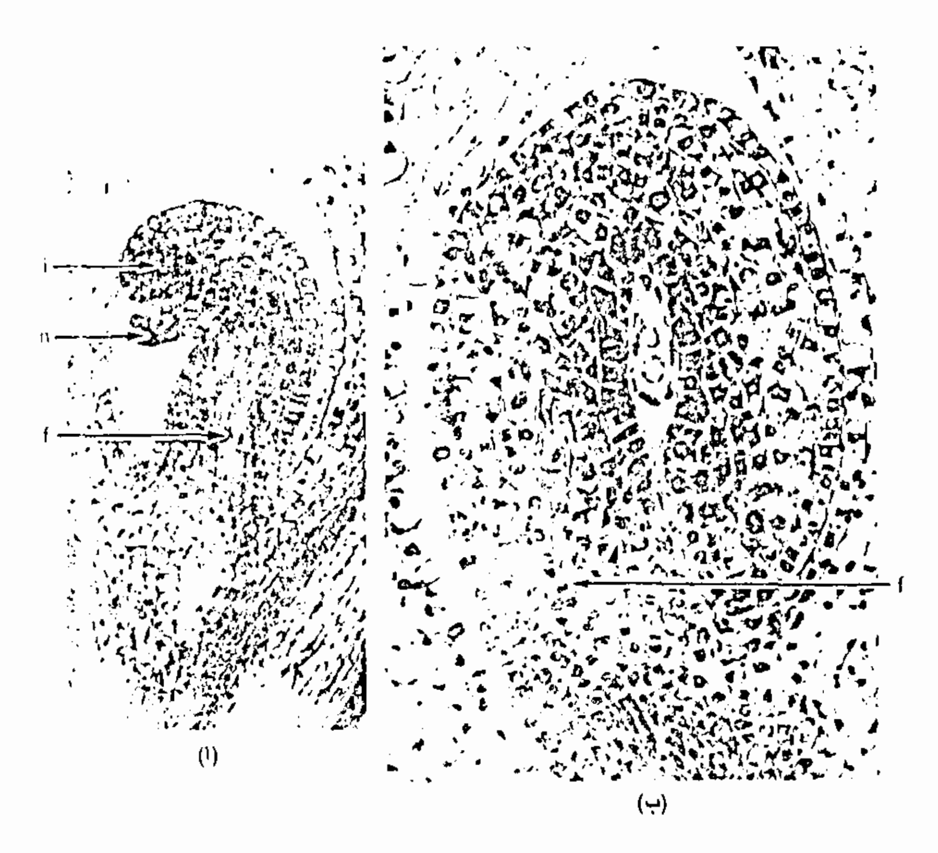
ويحتوي الميسم في الغالب على خلايا كبيرة نوعاً ما ربما تقوم بوظيفة الإفراز؛ وكثيراً ما تحمل البشرة حليمات أو زوائد صغيرة. وفي مركز القلم يوجد نسيج متخصص، ومنطقة متخصصة من بشرة الحليمات [154]. وهذا النسيج يسمى نسيج التوصيل أو نسيج النقل Transmitting tissue، ويكون مسار أنبوبة اللقاح. وربما يمتد فوق الساق أو الحبل السري للبويضة وهذه المناطق المتخصصة للقلم والميسم من الواضح أنها تملك الحل لبعض الأنواع المتنافرة. على سبيل المثال، في بعض انواع أو أصناف النباتات ربما يغطى الميسم بالكيوتين؛ وربما يفتقر اللقاح إلى الأنزيمات الضرورية لتحطيم أو تكسير الكيوتين، ويكون غير قادر على الوصول إلى القلم [353]. ولقد قادت الدراسة المقارنة على نباتات العائلة الصليبية الذاتية ـ التطابق وغير الذاتية التطابق إلى الاستنتاج أن الميسم يحتوي على مادة نمو، إذا وجدت بكمية كافية، فيمكن أن تحفز التحام (أو التصاق) حبوب اللقاح بالميسم وتحفز أيضاً إنبات ونمو انبوبة اللقاح [331]. ولقد أوضحت دراسة التركيب الدقيق لنسيج النقل في قلم زهرة القطن أنه في منطقة واحدة للقلم تسلك أنبوبة اللقاح طريقها خلال جدر الخلية، وليس بين الخلايا. وهذا المسار هو الأقل مقاومة للقلم. وفي نبات الجادوار، تحتوي خلايا القناة المركزية على نموات جدارية للداخل شبيهة بخلايا النقل [432، 1].

يمكن أن يحفز إنبات حبوب اللقاح بواسط محاليل السكروز، على الأقل في بعض الانواع (شكل 6-27)، وهذا يساعد التجارب التي تلقح فيها البويضات اصطناعياً. بويضات الدخان التي تحتوي على جزء من المشيمة وتنمو تحت الظروف المعقمة، ثم اما تنقل إلى مزرعة نمو أنابيب اللقاح أو تترك في محلها وتزود بأنابيب اللقاح النامية. فقد تم الحصول على بذور حية [23]. والبويضات المبكرة، التي تحتوي على اجزاء من مشيمة الخشخاش زرعت في المزرعة ونثرت فوقها حبوب اللقاح وفي وسط المزرعة، نجد أن اللقاح قد نبت ثم يلي ذلك الإخصاب المزدوج [299]. هذه التقنية ربما تكون مهمة في تربية النبات، وفي حالات التعقيم حيث تجب معرفة أسباب عدم التطابق في الميسم أو القلم أو المبيض، حيث إن هذه التركيبات تسلك بنشاط طريقاً جانبياً.

وستدرس عملية الإخصاب ونمو البويضة بدراسة مثال خاص ، من نبات الغايول parthenuim argentatum [164] الذي يتبع العائلة المركبة. وفي هذا النبات توجد بيضة واحدة موجودة قاعدياً. والبويضة في البداية قائمة، ولكن حيث إن النمو كبير في احد الجوانب تصبح البويضة مقلوبة تدريجياً. ويطلق على هذا النوع من البويضات، البويضات المقلوبة أو المنعكسة anatropous. وتتكون أنواع مختلفة من

البـويضات في الأنـواع المختلفة. والبـويضات التي تبقى عمـودية تسمى مستقيمـة البويضات orthotropous، أمـا تلك البـويضات التي تنحني جـزئياً، وبـذلك ينحني كيس المبيض نفسه، تسمى منحنية البويضات campylotropous.

وتحتـوي بويضـة الغايـول على الخليـة الأمية للجـرثومـة الكبـيرة megaspore mother cell في الطبقة تحت البشرية، في أحد أطراف النيـوسيلة nucellus (شكـل 30-6 أ و ب). ويوجد غلاف بويضي واحـد فقط في هذه الأنـواع النباتيـة؛ وفي الكثير من النباتات يتكون غلافان للبويضة. وسويقة البويضة، التي تتصل بهـا بالمشيمـة، تسمى الحبـل السري Funicle أو الحبال السريـة. وتمر الخليـة الأمية للجـرثـومـة



(شكل 30-6) نمو بويضات الغايول Parthenium argentatum. (أ) البويضة، متصلة بواسطـة السرة (f) أو العنق، ما زال غير مقلوب تماماً. الخلية الأميـة الجرثـومية الكبـيرة واضحة في النـواة (n)، وبها طبقـة مغذية واحدة (i) فوقها. x 290. (ب) والبويضة العلوية الانحناء الآن مقلوبة. الخلية الأمية الجرثومية الكبيرة انقسمت لتكون adyad. x 340.

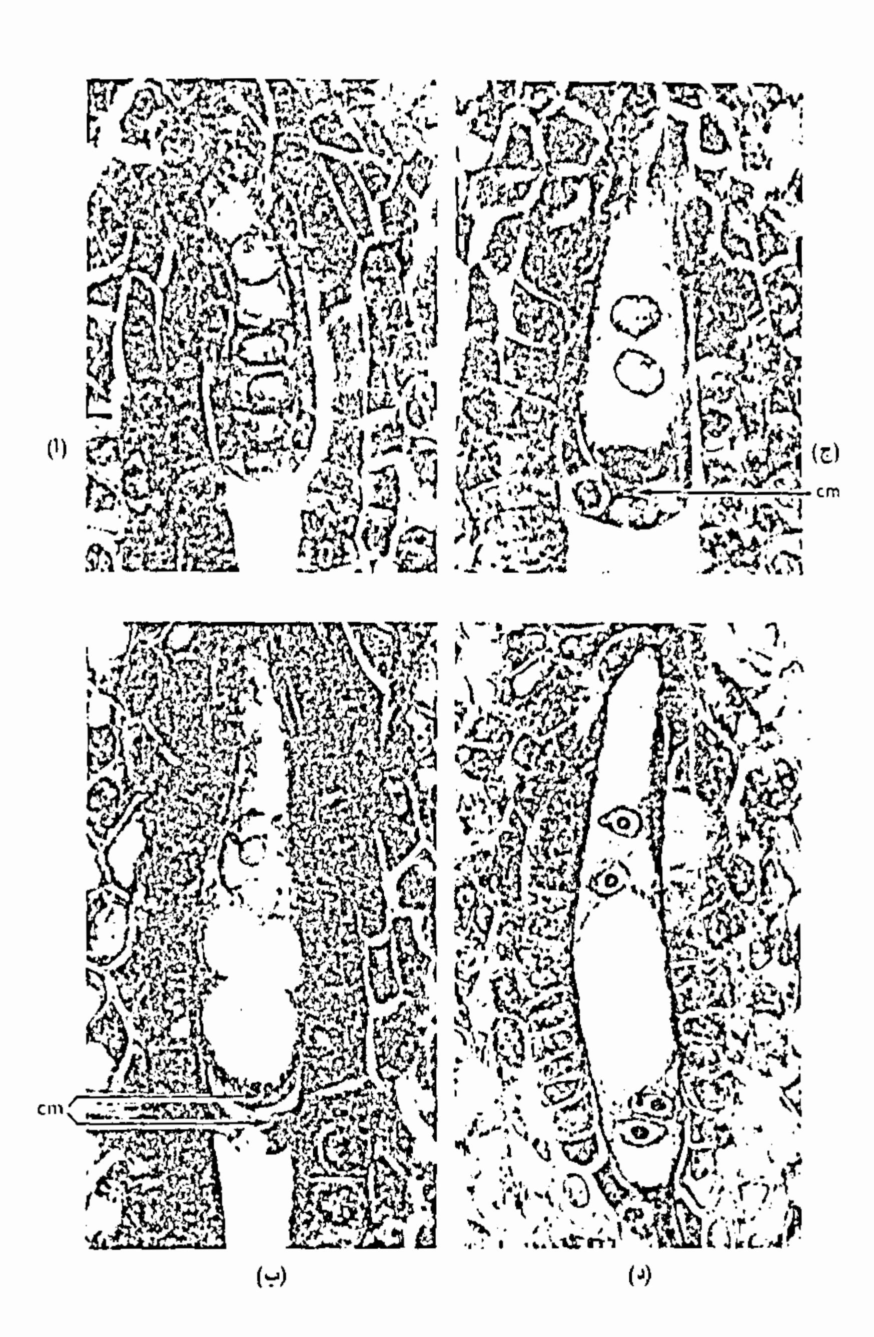
(From Esau, '64 plates 1A and 5A, pp.105 and 109).

الكبيرة بالانقسام الاختزالي وتعطى 4 جراثيم كبيرة (شكل 6-31 أ). وتعتبر الجرثومة الكبيرة الموجودة في نهاية القاعدة أكبرها وتتحول إلى كيس جنيني embryosac؛ وتسحق الجراثيم الكبيرة الثلاثة الموجودة في طرف النقير (شكل 6-31 ب). ولقد أوضح Kaplan أن الانقسام الفتيلي الأول في نبات Downingia للخلية الأمية للجرثومة الكبيرة غير متساو ويعطى خليتين كبيرتين عند نهاية الكلازة. وفي الانقسام الثاني تحتفظ الكلازة بتميزها بالقيام بالانقسام قبل اشتقاق النقير بقليل. ومن وجهة نظره فإن أهمية الانقسامات غير متساوية في عمليات التمايز عامة، وهذا يرسخ الاستقطاب أثناء انقسام الخلية الأمية للجرثومة الكبيرة وربما يكون هاماً في تحديد بقاء قاعدة الجرثومة الكبيرة.

ويتبع تحوصل الكيس الجنيني في نبات الغايول انقسام النواة. ونتيجة لتوسع الكيس الجنيني تتحطم أنوية البشرة، ويقع الكيس الجنيني في تجويف محمي بواسطة غلاف البويضة. ويحدث الانقسام النووي في الكيس الجنيني ليعطي 4 انويات (شكل 6-31 د) ثم بعدذلك 8 أنويات. وثلاث أنويات هي الأنوية السمية أو الأنوية المقابلة للقطب antipodal عند طرف الكلازة للكيس الجنيني؛ ونواتان متعاونتان synergid، عند طرف النقير ونواتان قطبيتان polar nuclei احداهما نواة البيضة egg nucleus. وبعد الانقسام إلى 8 أنويات، تتكون جدر الخلية، وتوجد 7 خلايا كاملة التمايز في الكيس الجنيني: 3 أنويات سمتية ونواتان متعاونتان والبويضة وخلية مركزية كبيرة، تقع مركزياً وتحتوي على الاندماج أو نواة ثانوية ناتجة عن اندماج النواتين القطبيتين [164].

وفي غالبية النباتات، عند الإخصاب تدخل النواتان الذكريتان أنبوبة اللقاح خلال النقير وتدخل إلى الكيس الجنيني. أحد إندماجات نواة البيضة، والزيجوت الناتج المزدوج الصبغيات يتكون فيما بعد في الجنين؛ وتلتحم الأخرى مع نواة الإندماج، لتكون نواة ثلاثية الصبغيات، نواة الأندورسبرم الابتدائية Primary endosperm nucleus، التي تنقسم لتعطي الأندوسبرم. ولم يثبت بعد قدر سيتوبلازم الخلايا الذكرية. وسندرس هذه الحالات ثانية في فصل 8.

وتنمو البويضة المخصبة إلى بذرة، كما يتحول غلاف (او أغلفة) البويضة إلى قصره أو غلاف البذرة، وتصبح النيوسيلة (وتثابر في أنواع إنباتية قليلة نسبياً) النسيج المغذى الذي يسمى غلاف البذرة،وينمو الإندوسبرم والجنين كما سبق ذكره. ويكون المبيض الفاكهة أو الثمرة. وسيدرس تركيب الفواكه الناضجة والبذور في الفصل اللاحق، وفي نمو الجنين في فصل 8.



(شكل 6-31) قطاع عـرضي لاجزاء النيـوسيلة والطبقـة المغذيـة للفايول (انظر ايضـاً شكل 6-30)
(أ) الخط المستقيم للحوافظ الجرثومية الرباعية (4) تكون بواسطة الانقسام الفتيلي للخلية الامية الجـرثوميـة الكبيرة. (ب) كيس جنيني وحيد الانوية؛ بقـايا لحـوافظ الجرثـومية الكبـيرة الثلاثـة. (د) كيس جنيني رباعي الانوية. طبقة واحدة من الخلايا المغذية تحد الكيس الجنيني. (a) — (c) x 890؛ (d) x 5609.
(From Esau, [164] *Plates 2E, 3D, F and 4C, pp.106, 107 and 108).*

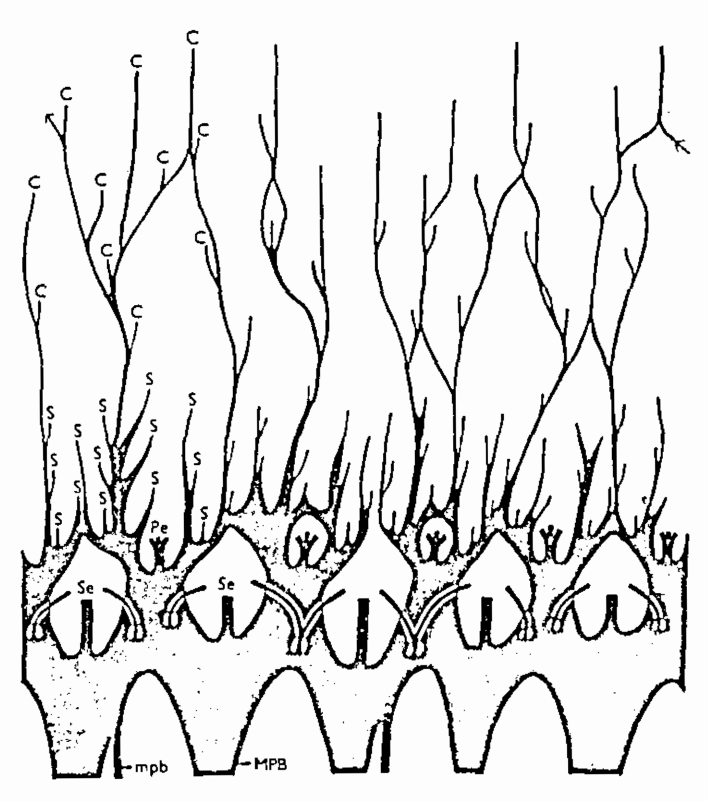
وفي بعض الأنواع النباتية، يمكن أن تؤثر المعاملات المختلفة على نمو الأسدية أو الكرابل وكذلك جنس الزهرة. هذه التجارب مهمة، حيث إنها من الواضح تسبب في تحويل آليات النمو. وهذا ربما يحدث على مستوى منشأ الزهيرات الصغيرة نفسها، أو على أعضائها الجانبية. وفي أنواع الحلفاء، على سبيل المثال، يحدث نمط منتظم من تكوين الأزهار المذكرة أو المؤنثة، يختلف في كل نوع. وفي نورة الحلفاء، يوجد نوعان من المرستيمات في الأول: منشأ الزهرة المذكرة ومنشأ السنبلة المؤنثة. ويمكن أن تنمو الأخيرة إما كسنبلة جانبية أو كزهرة مؤنثة. وتشير المعاملة بإندول حامض الخليك وثلاثي أيود وحامض البنزويك والكينتين إلى انه في وجود المستويات العالية من الأكسين والكينتين والسنبلات الجانبية تميل إلى النمو؛ وفي وجود المستوى العالي للأكسين والمستوى المنخفض من الكينتين، تتكون السنابل المؤنثة؛ وعند المعاملة المنخفضة من الكينتين، تتكون السنابل المؤنثة؛ وعند المعاملة بالتركيز المنخفض للأكسين والتركيز العالي للكينتين نجد أن تكوين الأزهار المذكرة هو السائد [477]. وباستعمال المعاملات المختلفة، يتم تحفيز تكوين الأزهار المذكرة وكذلك السنابل المؤقتة.

وفي الأزهار الخنثى، يمكن تحفيز نمو المبيض (وكذلك الكاس) بالمعاملة بنفتالين حامض الخليك، وتخمد الأسدية والتويج إلى درجة معينة [247]. وهكذا نجد أن مستوى الأكسين يؤثر على النمو النسبي للأعضاء الزهرية المختلفة. وفي الأعضاء الأحادية المسكن للعائلة الصليبية، مثل اليقطين، الذي تتكون فيه أسدية الأزهار في العقد العديدة الأولى، والذي يرصّع (أو ينتر) فيما بعد بالأزهار المناعية، ومعاملة النباتات بالأكسين تؤدي إلى التكوين المبكر جداً للأزهار المتاعية، وانتقائياً يمكن للأكسين أن يحفز تكوين الأزهار المتاعية [247]. وفي القرع، تؤدي المعاملة بمنظم النمو إتيريل إلى نمو الأزهار المؤنثة من البداية، بدون تكوين الأزهار المذكرة [468]. الأكسين المضاف إلى البراعم المقطوعة للقرعى في المزرعة المعقمة يمكن أيضاً أن يحور في نموها [196].

وهذه الدراسات والدراسات الأخرى على التعبير الجيني، التي روجعت في مكان ما [125، 249، 385]، توضح أن نمو الأعضاء الزهرية يمكن تحويرها بسهولة هرمونياً. وهذا يتناقض مع وجهة النظر، التي سبق تلخيصها، وأن هذه الأعضاء ربما تكون نتيجة للتعبيرات المتغيرة للحالة الكيموحيوية لقمة الزهرة، ومن المحتمل تنشيطها بنزع كبح الخطوات المتتابعة للجينات.

النظام الوعائي (Vascular System)

إذا كان النظام الوعائي للغصن الورقي معقداً، فمن المتوقع أن تكون الأغصان الزهرية أكثر تعقيداً. وتوجد الأشرطة الوعائية في تزامن مع الأعضاء الجانبية المتعددة وتحتوي البتلات والكرابل والسبلات على ثلاثة مسارات أما الأسدية فلها مسار واحد؛ ولكن هذا يختلف من نوع إلى آخر. والبتلات ربما تحتوي على شريط واحد ليتفرع إلى ثلاثة فروع. وتظهر السبلات والبتلات في الغالب نظام التعرق المعقد المشابه لنظام الورقة. والنظام الوعائي لزهرة الحوذان ينتشر في خط واحد كما هو واضح في شكل 6-32. وتحدث تباينات هائلة في كل من القطاعات الدائرية لقرص الزهرة لنفس الأنواع [500] وفي الأنواع المختلفة. والنظام الوعائي لزهرة الحور [370]، يعطي مثالاً آخر للتعقيد المزامن للأعداد الكبيرة للأجزاء الزهرية.



(شكل 6-32) رسم تخطيطي يوضح الاسطوانة الوعائيةلنخت الحوذان مشقوق طوليا وينتشر خط واحد أثار الزوائد الزهرية مفصصة كما يلي: c، كرابل؛ MPB حزمة رئيسية للشمراخ Mbp، حزمة فرعية للشمراخ pe ، بتلات: أسدية؛ se سبلات.

From tepfer, [500] Fig. 39, p. 563. Originally published by the University of California Press; reprinted by permission of the Regents of the University of Califonria).

7

الفواكه والبذور (Fruits and Seeds)

لقد شاهدنا في فصل 6، أنه بعد الإخصاب ينمو المبيض إلى فاكهة والبويضة إلى بذرة. وأثناء هذه العمليات تحدث في الغالب نموات وتطورات هائلة. وفي الخصوص، الكثير من الثمار التي تؤكل (وبعض البذور) تصل إلى حجم كبير. ويعتقد أن هذا يفرض إقبالاً وافراً على إمداد الأوعية الأصلية إلى الكرابل. ويتضح أن هناك اهتماماً قليلاً بهذا المظهر من نمو الفاكهة، إلا أن هناك وصفاً لأوعية إمداد الفاكهة. وتحدث تغيرات فسيولوجية هائلة في نضج الفاكهة. تصل ذروتها في ارتفاع التنفس الذي يعرف بالمرحلة الحرجة climacteric، ويتضح أن التغيرات التشريحية المرافقة اهملت إلى حد ما. وفي الجزء اللاحق ستدرس بعض التغيرات التي تحدث في أنسجة التفاح.

وفي الغالب يحدث تناقض في تركيب فواكه وبذور الأنواع النباتية المختلفة. حيث إنه من الصعب إعداد وصفٍ عامٍ، وسوف نعطى أمثلة قليلة لتركيب كل منها. وعموماً، اختيرت بعض الأمثلة الاقتصادية الهامة.

الفواكه (Fruits)

يمكن تقسيم الفواكه إلى عدة أنواع. على سبيل المثال، ربما تكون الفواكه جافة او لحمية، ومتفتحة أو غير متفتحة، وأحادية الكربلة أو سائبة الكرابل أو متحدة الكرابل. وفي الفواكه اللحمية ينمو غلاف الثمرة، من جدار المبيض، في الغالب ضرورياً؛ ويتكون من المنطقة الخارجية، غلاف الثمرة الخارجي epicarp، والمنطقة البرنشيمية المتوسطة، وغلاف الثمرة الوسطى mescocarp، والداخلية غلاف الثمرة

الداخلي endocarp، الذي ربما يكون صلباً ومتحجراً. وفي الفواكه الجافة يحتوي غلاف الثمرة في الغالب على نسبة عالية من النسيج الاسكلرنشيمي. وبما يسمى بالفواكه الكاذبة، مثل التفاح او الفراولة، نجد اشتراك أجزاء من الزهرة بدلاً من الكرابل التي تشترك أيضاً في نمو الفاكهة.

وعلى النقيض من البذور، نجد أن تشريح الفاكهة في الغالب لا يستعمل كصفات تصنيفية. وتشير دراسة مجهر المسح الالكتروني لبعض فواكه العائلة الخيمية إلى أن هذا المستوى من التكبير لبعض الصور المجهرية للسطح ربما يعطي ميزات تصنيفية مهمة [256].

ويشتمل نضج الفاكهة في الغالب على التغير في اللون، مثل التغير من الأخضر إلى الأحمر أو الأصفر في أصناف الطماطم. وأثناء هذه العملية تتطور البلاستيدات الخضراء إلى بلاستيدات ملونة. وفي الغالب تختفي تاليكويدات الجرانا ولا يحدث تجمع لصبغة الليكوبين [433]، وفي الخطوط الوراثية للطماطم، تتزامن الفروق في الكاروتينات مع الفروق الواضحة في التركيب الدقيق للبلاستيدات [242]. وفي الغالب يمكن تعجيل عمليات النضج بمعاملة الفواكه بالأثيلين أو بمنظم النمو الجديد إتيريل، الذي يشابه الإثيلين في تأثيره [268].

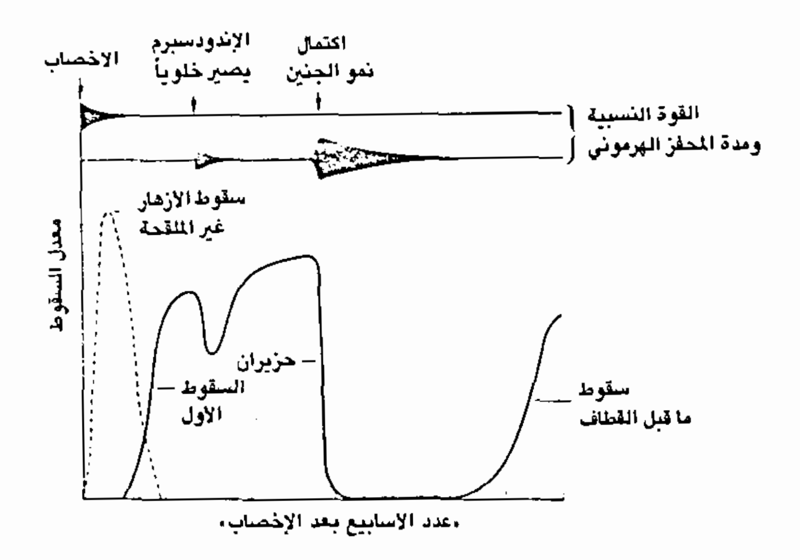
نمو الفواكه (Growth of Fruits)

وكما أشير في السابق، فإن الكثير من الفواكه التي تؤكل تمر بنمو واضح أثناء تطورها العرقي. وهذا النمو ربما يرجع إلى تأثيرات التلقيح. ويعتقد أن أنبوبة اللقاح تفرز إنزيماً قادراً على تحويل التربتوفين إلى هرمون نشط. وكلما نمت أنبوبة اللقاح تحت في القلم يتم تركيب الهرمون الذي ربما ينتشر في المبيض ويحفز نموه [226]. وفي بعض الأحيان، ربما تمر الفواكه الناضجة بهذه الطريقة بدون إخصاب، والفواكه اللاتلقيحية (أو التوالد العذرى أو البكري) غالباً ما تحفز تجارياً بمعاملتها بالهرمونات المختلفة. وهذه الظاهرة نوقشت بالتفصيل في مكان ما [330]. ومنذ حوالى 30 سنة أوضح Nitsch [362] أن أزهار الطماطم غير الملقحة النامية في المزرعة المعقمة يمكن تحفيزها لتكون فواكه يزيد قطرها عن 150% إذا عوملت بالأكسين.

وعادياً، يبدأ النمو في البويضات الملقحة ويمتد إلى المشيمة وإلى جدار المبيض. ونمو السينوسيلة ربما يحفز بواسطة الأكسين المزامن للتلقيح [336]. ولكي تنمو بعض الفواكه، تحتاج فقط إلى التحفيز المبدئي الناتج عن التلقيح، ولكن الفواكه الأخرى، مثل التفاح تحتاج إلى زيادة إضافية للهرمونات التي من الواضح أنها تأتي من

البذور الفتية، وربما من نموات الجنين والإندوسبرم [226]، [336]. والوظيفة الثانية لهذا الهرمون هي منـع سقوط الفـواكه. وتـأثيرات الأكسـين وتكوين طبقـة الانفصال في الأوراق نوقشت في فصل 5.

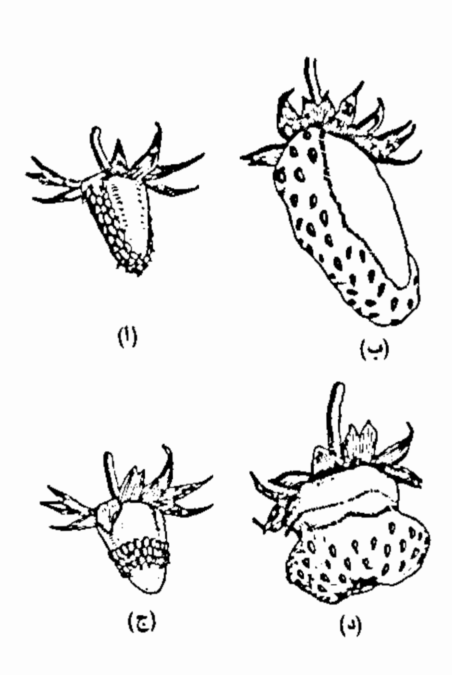
والعلاقة بين إنتاج الأكسين، ونمو الفاكهة وسقوطها في التفاح موضحـة في شكل 7-1.



(شكل 7-1) العلاقـة بين المحفـز الهرمـوني الداخـلي على فتـرات سقوط الفـاكهة في التفـاح. الحالات التطورية العرقية في الفاكهة النامية.

(From Luckwill, [336] Fig. 8-3, p.228. Copyright 1959, The Ronald Press Company, New York).

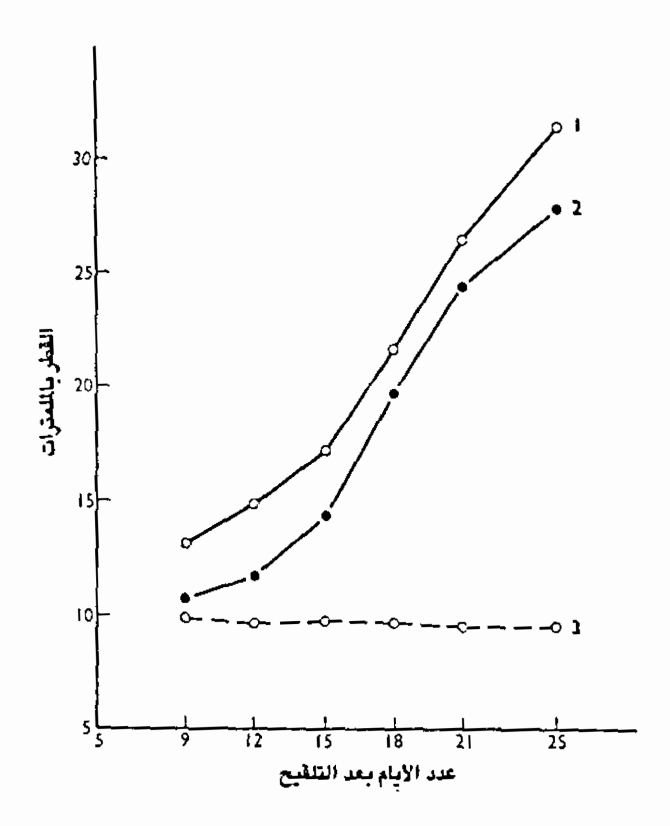
وفي الفراولة، تتكون الفواكه التي تؤكل أساساً من نسيج تخت الزهرة، ولكن هذا النسيج يجمع السكريات التي تشبه الفاكهـة اللحمية الحقيقيـة، وأيضاً تحفـز على النمو بالأكسين. وفي تجارب فواكه الفراولة النامية تبين أنه إذا أزيلت كـل الفقيرات التي تولد على تخت الزهرة، وتحتوي كل منها على بويضـة واحدة، أربعـة أيام بعـد التلقيـح أو فيما بعـد، يتوقف نمـو التخت تمامـاً، إذا تركت بعض الفقـيرات، ويبدأ النمو المتمركز للتخت (شكل 7-2). وإذا أزيلت الفقيرات 9 أيام بعد التلقيح وأضيف الأكسـين في عجينة الأنـولين إلى تخت الـزهـرة، تنمـو الفـاكهـة، ولكن إذا أضيف



(شكل 7-2) تأثير الفقيرات على نمو فاكهة الفراولة. (أ) تتركب ثلاثة صفوف من الفقيرات على الفاكهة الفتية، والتي نمت إلى تركيب طويل مفلطح (ب). (ج)تركت ثلاثة صفوف أفقية على الفاكهة. التي نمت إلى تركيب قصير وسميك (د). في كلتا الحالتين حفز التخت في المناطق التي تركت فيها الفقيرات.
(From Nitsch, [381] Figs. 2 and 4, p.214).

اللانولين بدون الأكسين، فإننا نجد أن الفاكهة لا تنمو (شكل 7-3). وتوضح معاملات الاستخلاص وجود كميات كبيرة من الأكسين في الفقيرات، وعدم وجوده في التخت نفسه [381]. وهنا أيضاً يكون نمو الفاكهة استجابة إلى الأكسين الناتج في البذور النامية. ويتميز نمو الفواكه الحجرية بثلاثة أطوار [530]. في الطور الأول يزداد القطر بسرعة؛ وفي الطور الثاني فإن النمو بطيء نسبياً؛ وفي الطور الثالث تكون فترة النمو السريع للنضج. وحيث إن نموات الجنين سريعة أثناء الطور الثاني فقد اقترح أنه في هذا الوقت ربما يتنافس بنجاح مع النسيج اللحمي للطبقة الوسطى للغلاف الثمري للأكسين الذي ينتجه الإندوسبرم. وإضافة الأكسين لفواكه المشمش أثناء هذا الطور تزيد من نمو الفاكهة إلى درجة ما [114].

والسؤال الذي يمكن أن يطرح، ما هو تأثير مواد منظمات النمو في لغة التشريح؟ وبالطبع، معلوماتنا في هذه النقطة ضئيلة. ويشتمل نمو الفاكهة على كل من انقسام الخلية وتوسعها، وأهمية كل منهما تختلف مع الأنواع ومرحلة النمو. ومن المحتمل، أن مواد النمو يجب أن تتحكم في مدى ربما في خطوط انقسام الخلية وتوسعها في

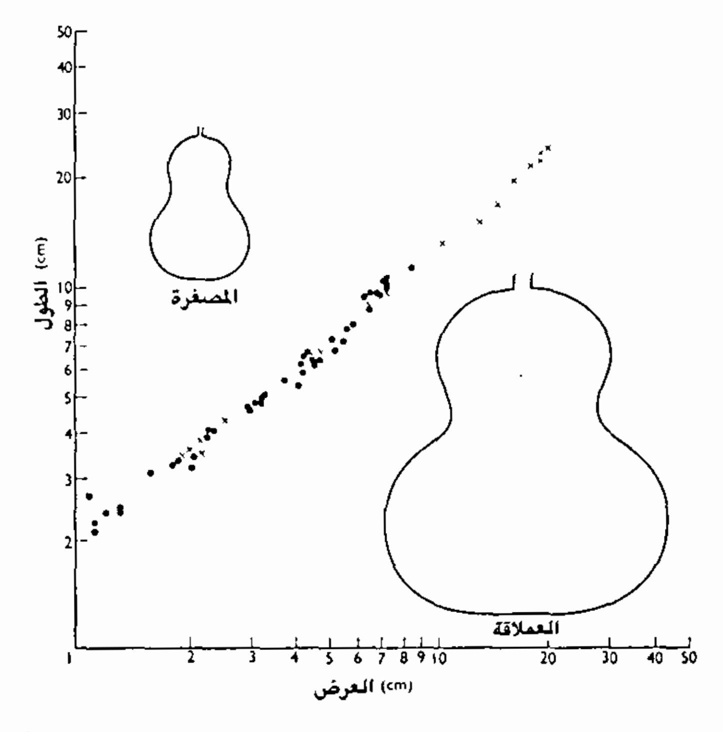


(شكل 3-7) منحنيات النمو لثلاث فـواكه من الفـراولة. 1. الكنتـرول، الفاكهـة متصلة. 2. ازيلت كـل الفقيرات في اليوم التاسع بعد التلقيح واضيفت عجينة اللانـولين التي تحتـوي على 100 جـزء من المليون من β ـ نفتالين حامض الخليك. 3. عوملت الفاكهة كما في 2 ولكن اضيفت عجينة اللانولين.
(From Nitsch, [381], Fig. 5, p.215).

الفواكه النامية. وعلى الرغم من الضرورة الماسة لـدراسة لاحقـة، تشتمل عـلى تحكم دقيق للبحوث التجريبية، إلا أن دراسات Sinnott [469 - 473] على فواكه اليقطين مهدت بداية جيدة.

درس Sinnott التحكم في حجم وشكـل وفي إثارة تـرتيب الشكل الغـريب، اليقطين والقـرع العسلي التي تتبـع جنس Lagenaria و Cucurbita في عـائلـة القـرعيـات. وجد [473] إن تلك السلالات القرصية الشكل والدائرية الفواكـه تختلف بواسطـة جين واحد فقط، يعمل في المراحل الأولى للنمو. وفي ثمار الطماطم (العائلـة الباذنجـانية)، أيضاً، الجينات المسؤولة عن الشكل من الـواضـح أنهـا تعمل في الطـور المبكر جـداً للنمـو، وتؤثر عـلى خطوط انقسـام الخلية [261]. وانفصـال عوامـل الطول ـ العـرض لأسس فواكه اليقطين حادة بمقارنتها إما بالطول أو العرض، مما يقترح أن الشكـل

نفسه هو الصفة التي تقع مباشرة تحت التحكم الجيني. وبواسطة تقاطع الأقراص ـ الدائرية المتعددة، وجد Sinnott [473] أنه طالما حجم الفاكهة قد تحدد بواسطة سلسلة من تضاعف الجينات، وفرق الشكل يعتمد على جين واحد يورث مستقلاً عن الحجم. وليس من السهل تخيل كيفية تحكم الجين في الشكل، ولكن أبحاث Sinnott أعطت بعض الأدلة، في الفواكه الطويلة النحيفة، أنه تحدث الزيادة في الطول أسرع من العرض ولكن بمعدل ثابت نسبياً. وفي القرع القاروري، يزداد العرض أسرع من الطول، والفرق في الشكل يعتمد على الفرق في معدلات النمو النسبية. وكيفما كانت السلالات «صغيرة» و«عملاقة» للقرع ـ القاروري فإننا نجد أن معدل النمو النسبي متساوٍ وأن شكل السلالتين عند النضج مختلف بسبب الفرق في مدة النمو، مفضلاً ذلك على المعدل. وحيث إن العرض يزداد أسرع من الطول، وتنمو الفواكه مفلطحة بالزيادة في الحجم والنضج وتختلف الفواكه منها «العملاقة» في الشكل من النضج ومنها فواكه «صغيرة» (شكل 7-4). وتعتمد الفروق في شكل الفاكهة أساساً في



(شكل 7-4) النمو النسبي في الطول والعرض من القرع «القاروي»، المرسوم لوغرتمياً. تسقط النقاط على طول الخط المستقيم. يزداد السمك أسرع من الطول، ولكن المعدل النسبي للنمو متساوٍ في السلالات المصغرة (نقاط) والعملاقة (تقاطعات).

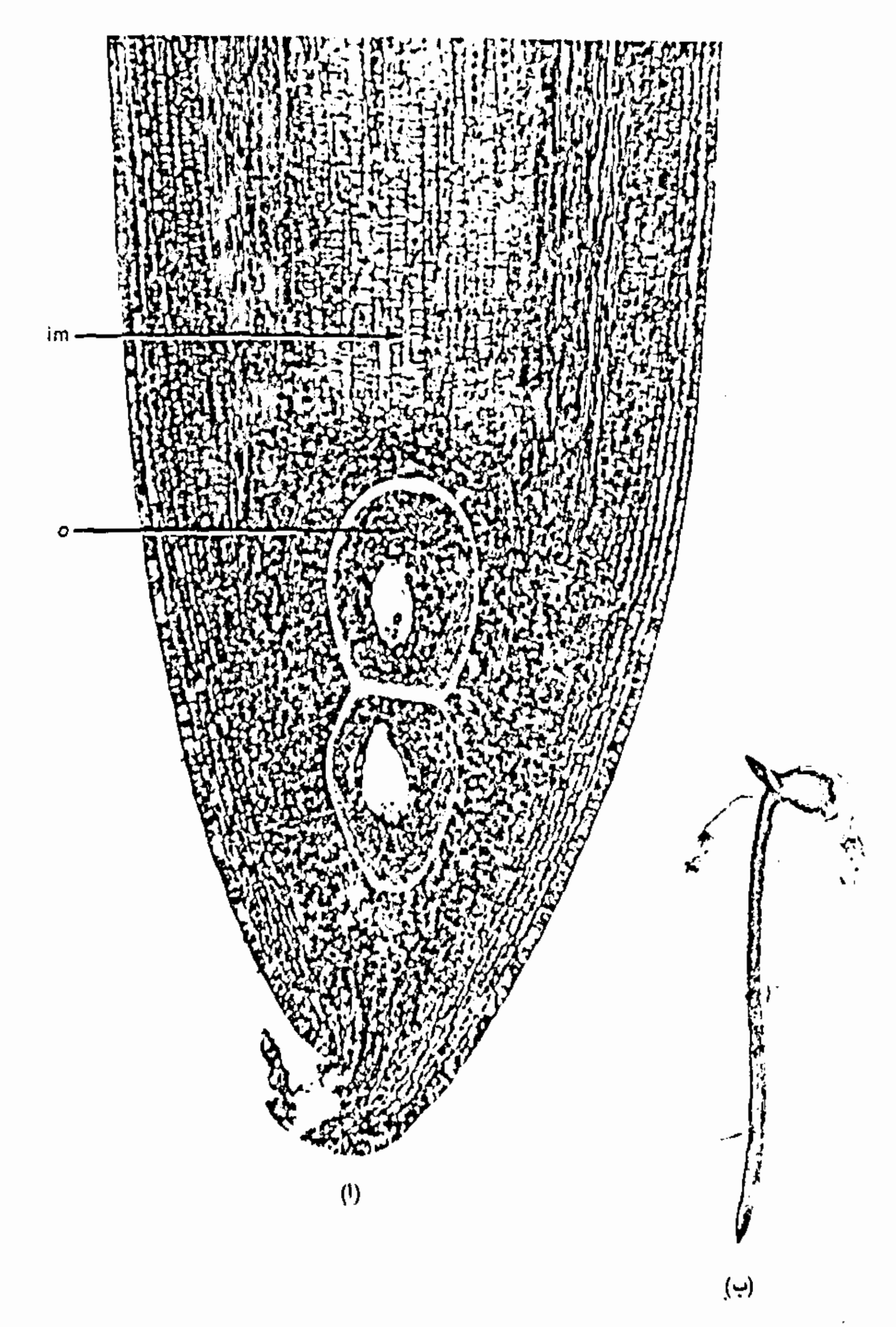
(From Sinott, [469], Fig.2, p.250. Copyright by the Unversity of Chicago press).

الأعداد النسبية للخلايا على طول المحاور المختلفة، وبـذلك يجب أن تشتـرك جينات التحكم في خطوط انقسام الخلية [469]. والتحليل المتـأخر في تـوجيه الانقسـام الفتيلي، وفي خطوط انقسام الخلية، أوضح العلاقة الوطيدة بين هذا وتوجيه نمو الفاكهـة [471]. وفي الغـالب ترجـع الفروق في حجم الفـاكهة إلى الفـروق في كـل من أعـداد الخليـة وحجمهـا. ويتوقف انقسـام الخلية لـلأنسجة الأبعـد للفواكـه أسرع من الأنسجـة الأقرب إلى المحيط، ولكن أوضحت زيادة أسرع في حجم الخلية أثناء فتـرة الانقسام الفتيلي. وتكوين الجدر الثانوية للخليـة هو أحـد العوامـل التي تحدد تمـدد الخلية؛ مكونة الخلية الأقل تمدداً وتميل لتصبح صلبة وخشبية عند النضج، بينما الفـواكه ذات التمدد الكبير نسبياً للخلية، مثل البطيخ، تميـل للبقاء نـاعمة [470]. وفي سـلالات الفـواكه ـ الكبـيرة للقرعيـات كل قسم من دورة النمـو أطـول مـدة من الفـواكـه ـ الصغـيرة، ويقترح أن الجينـات التي تتحكم في حجم الفاكهـة ربما تتحكم في كميـة المواد الضرورية لنمو الفاكهة [472]. وبوضـوح، يوجـد مجال وافـر لدراسـة تأثـيرات الهرمونات المختلفة على التحكم في انقسام الخلية وتمددها في الفواكه النامية.

والمثال الهام لاستطالة سويقة الفاكهة، نـاتج عن نشـاط المرستيم البيني، الـذي يشاهد في الحامل المؤنث للفول السوداني (انظـر فصل 3) [269]. ويقـع المرستيم البيني مباشرة تحت الفاكهة (شكل 7-5 أ)، ويقود نشاطه إلى تكوين تـركيب طويـل، والنمو السفلي لحامل المؤنث (شكل 7-5 ب) ينتج عنه دفن تـدريجي للفاكهـة الناميـة تحت سطح التربة. وتشير الدراسة الحديثة إلى أن الحامل المؤنث في العقد العلويـة للنبات، الذي عادةً لا يكـون قرونـاً، يمكن حثه عـلى ذلك وعـلى الاستطالـة بواسطـة الحامـل المؤنث خلال قماش رقيق منقوع في الجبرلين [13]. ومن الواضح أن الجبرلين يستخدم في حث النمو البيني لهذا النوع (انظر أيضاً فصل 3).

انفصال الفاكهة (Fruit abscission)

يعتبر سقوط الفاكهة مصدر تلف مهم في تجارة الفواكه، وهكذا انفصال الفـاكهة يتحمل بعض المهام الاقتصادية. والعملية العامة للانفصـال قد نـوقشت في فصل 5. ومنذ ثلاثين سنة وصف Barnell تكوين منطقة الانفصال في سويقـة أو عنق فاكهـة المـانجـو Mangifera indica، وكمثـرى التمسـاح Persea americana. ومن المهم ملاحظته هنا، كما في سقوط الأوراق، أن التيلوز يوجد بوفرة في الخشب. وفي كمثرى التمساح، يحدث الانفصال عند الصفيحة الوسطى للخلايا. ولقـد أشار Barnell إلى أن سقوط الفاكهة يحدث كطـور عادي في التطريـة (أو التليـين) التدريجيـة لنسيج الفاكهة أثناء الأطوار المتأخرة من النضـج. ويشتمل طور النضج على تحلل أو فسـاد



(شكل 7-5) نمو حامل مائنت الفول السوداني. (أ) قطاع طولي لقمة حامل المـائنت. بيضتان (O) تـوجد في الفاكهة النامية؛ يوجد المرستيم البيني (im) بوضوح مباشرة في قاعدة الفاكهة. 75 x. (ب) العقدة المقطوعـة وزهرتان وحامل المائنت يتجه إلى أسفل. 1.5 x.

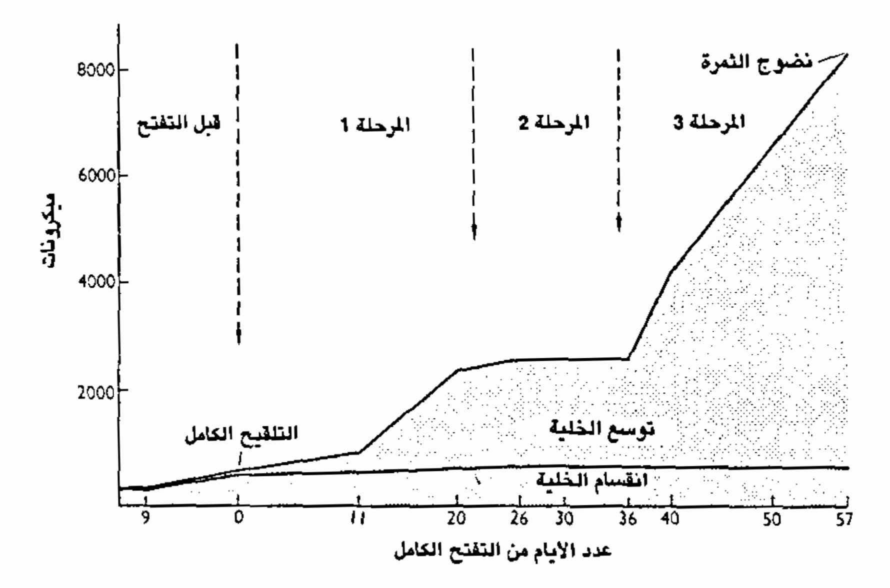
الصفيحة الوسطى المسؤولة عن فصل الفاكهة. وعنق الفاكهة، الذي يبقى على الشجرة، يفصل بعد ذلك بتكوين منطقة الانفصال، المشابه لما يحدث في الورقة.

وسقوط الفاكهة قد نوقش ثانية في مكان ما [330]. ولقد أوضحت الدراسة الحديثة على فواكه القطن أن المواد المحفزة للسقوط، هي حامض الأبسيزيك والجبرلين، عالية جداً في الفواكه الفتية، ثم تتناقص تدريجياً. ويتطابق النشاط الأعلى لهذه المواد مع فترة السقوط الأعلى للوزة القطن غير الناضجة [479]. وهكذا، فمن الواضح أن هذه الهرمونات لها تأثير مهم على سقوط الفاكهة غير المرغوب فيها في المراحل المبكرة من النمو.

تركيب ونمو الكرز الحامضي

(Structure and growth of the sour cherry)

وكما سبق ذكره، إن الكرز والفواكه الحجرية الأخرى تحتوي على ثلاث مراحل واضحة من النمو. وغالبية الزيادة في الحجم أثناء النمو نتيجة لتوسع الخلية (شكل 6-7). والانقسام الفتيلي لا يوجد في منطقة الغلاف الوسطى بعد اليوم العاشر من

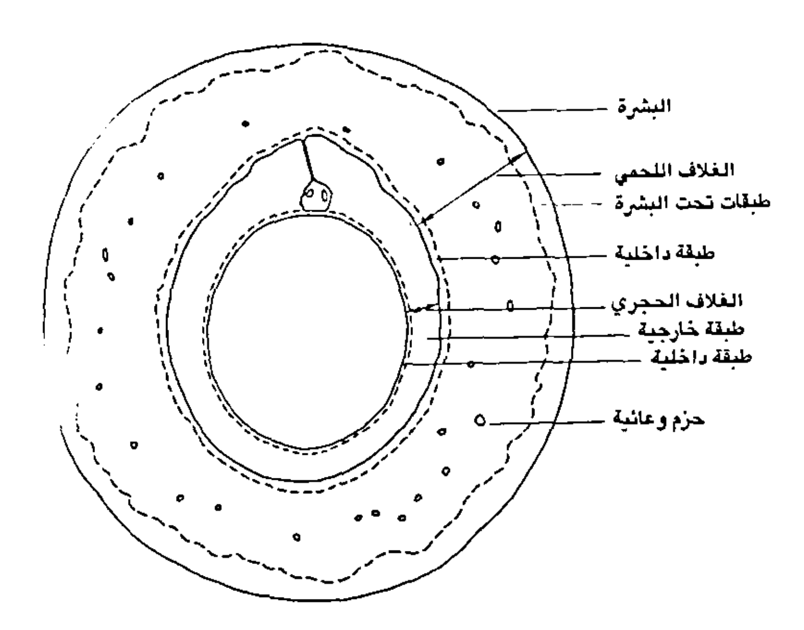


(شكل 6-7) الزيادة في سمك غلاف ثمرة الكرز في مرحلة ما قبل تفتح الزهرة إلى نضج الفاكهة، توضح الكمية النسبية للنمو الناتج عن انقسام الخلية وتوسعها.

(From Tukey and Young, [530] Fig.8, p.745. Copyright 1939 by the University of Chicago. All rights reserved).

الإزهار الكامل، ويتوقف الانقسام في الغلاف الداخلي في منتصف الطور 11 [530].
وتركيب فاكهة الكرز بعد 40 يوماً من الإزهار الكامل موضح في شكل 7-7. والوصف اللاحق أخذ من دراسات Tukey و Young [530].

وتتكون قشرة الكرز من البشرة وطبقات تحت البشرة، وطبقة تحت البشرة عبارة عن نسيج كولنشيمي. وغلاف الثمرة اللحمي، أو الغلاف الوسطى، يشتمل على طبقة داخلية برنشيمية رقيقة الجدر وطبقة محيطية من برنشيمة كبيرة. والغلاف الثمري الحجري، أو غلاف الثمرة الداخلي، أيضاً يتكون من طبقات داخلية وخارجية. وفي الطور المبكر لنمو الفاكهة فإن المنطقة الحجرية المستقبلية، التي تنمو من مجموعة متميزة من الخلايا، تتكون من خلايا أصغر من الجزء اللحمي. وكنتيجة للانقسام السريع قبل التزهير، يصل سمك الطبقة الداخلية إلى حوالى 4 خلايا والجزء الخارجي يصل سمكه إلى 10 خلايا. ويزداد حوالى 5 مرات أثناء الطور الأول، وجدر الخلية يزداد سمكها وصلابتها أثناء الطور الثاني. وتتقدم صلابة جدر الخلية قاعدياً. ومعظم الخلايا عبارة عن نسيج سكلارنشيمي عند وقت نضج الفاكهة.



(شكل 7-7) قطاع عرضي لثمار الكرز 40 يوماً بعد التفتح الكامل للزهرة، توضح التركيبات المختلفة الموجودة.

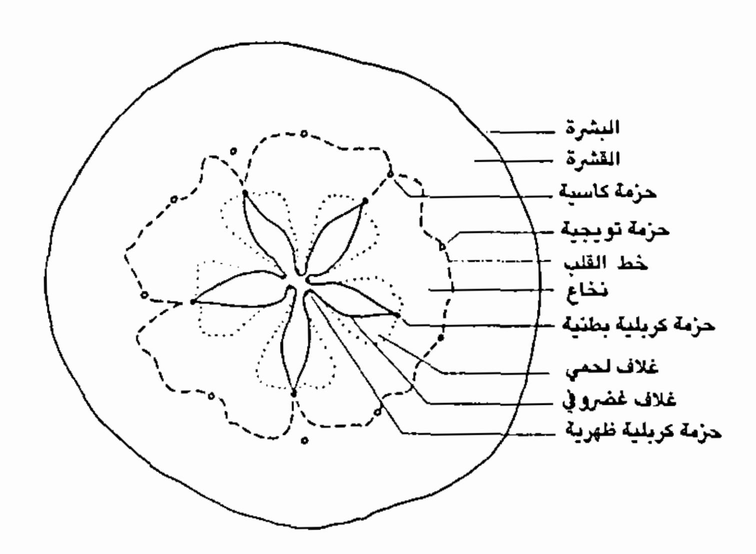
(From Tukey and Young, [530] Fig. 2H, p.729. Copyright 1939 by the University of Chicago. All rights reserved).

وتحدث الزيادة في قطر منطقة الغلاف الوسطي أساساً في طور ما قبل الإزهار والجزء المبكر من الطور الأول. وبعد نهاية الطور الأول لا يحدث انقسام خلوي ثانية، باستثناء المنطقة الأقرب من الغلاف الداخلي، وفي البداية، يقود انقسام الخلية وكذلك توسعها إلى زيادة تصل إلى 7 مرات في السمك. والمسافات البينخلوية واضحة في منطقة الجدر اللحمية الرقيقة. وتوجد الحزم الوعائية في الغلاف الوسطي، مكونة حلقة. وأثناء الطور الثالث تزداد الخلايا كثيراً في الحجم، وتكون المسافات البينخلوية أقل وضوحاً.

وتوجد الثغور في البشرة، أو على غلاف الفاكهة، الذي يغطى بواسطة الأدمة. ويحدث انقسام الخلية أثناء الطور الأول، ويسود توسع الخلية أثناء الطور الثالث (شكل 7-6).

تركيب ونمو التفاح (Structure and growth of the apple)

تعتبر فاكهة التفاح أحيانا أنها تتكون جزئياً من النمو اللحمي للتخت، أو البديل هو اندماج وتوسع الأجزاء القاعدية للأنبوبة الزهرية. وفي الفواكه النامية يتكون «خط القلب» من خلايا صغيرة تفصل الجزء اللحمي الخارجي للفاكهة عن القلب، كماهو موضح في (شكل 7-8)؛ وهذا يفسر بالتصاق نظرية كأس الزهرة اللحمي كلما

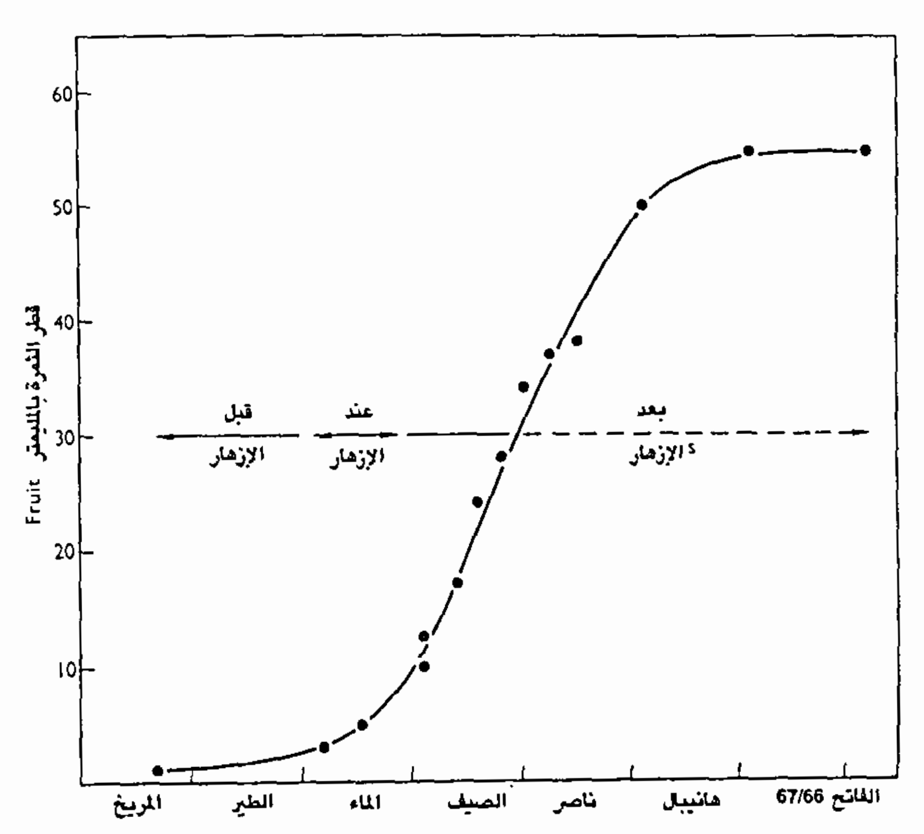


(شكل 7-8) قطاع عرضي في فاكهة التفاح 40 يوماً بعد التفتح الكامل للزهرة.

(From Tukey and Young. Fig.14, p.10. Copyright 1942 by the University of Chicago. All right reserved).

اندمج الخط بين المبيض والأجزاء المنتفخة الأخرى، أو، بواسطة نظرية التخت، مثل «منطقة الكامبيا»، بين القشرة والنخاع.

ويلي الإخصاب انقسام خلوي هائل لزهرة التفاح، ويحدث انقسام سريع في قطر الفاكهة 5-6 أيام بعد التلقيح [342]. ويحدث انقسام الخلية على طول الفاكهة النامية. وتتفاوت مدة انقسام الخلية وتوسعها في المناطق المختلفة للفاكهة. ومنحى النمو لكل الفاكهة موضح في شكل 7-9. وفاكهة التفاح لا تحتوي على أطوار مشابهة لأطوار الفواكه الحجرية. والجدار الغضروفي الداخلي للثمرة ينمو بسرعة في بداية الفصل، ويصل إلى حجمه الأعلى قبل أي منطقة أخرى. ويستمر نمو الطبقة الوسطى من الغلاف الثمري لمدة شهرين. وفي بعض الأصناف نجد أن حواف الكرابل لا تلتحم كلية، وتعطى «قلباً مفتوحاً» ويكتمل الالتحام في أصناف أخرى، ويتكون «قلباً مقفولاً» [341].



(شكل 7-9) النمو الفصلي في قطر فاكهة التفاح. تشير الخطوط الافقية إلى مراحل النمو المختلفة.
(After De Vries, [140] Fig.1, p.231.).

ويتكون الجدار الداخلي للثمرة من طبقة من الخلايا توجد مباشرة تحت البشرة الداخلية للكربلة. وهذه الطبقات 5 أو 6 من الخلايا تصبح سميكة الجدر وسكلرنشيمية. ونتيجة لاستمرار نمو الأنسجة المحيطة، ربما ينشق الجدار الداخلي للثمرة [531].

ويتكون الجدار الوسطي للثمرة من برنشيمة رقيقة الجدر وبها مسافات بينخلوية، ويحدث انقسام وتوسع هائل للخلية في هذه المنطقة. والنمو الأخير للفاكهة يعتمد أساساً على توسع الخلية الذي يتوقف بعد حوالى 150 يوماً بعد التلقيح [376]. وتعبر الحزم الوعائية غلاف الثمرة الوسطى. والحزم الداخلية تمد المشيمة والبويضات والقلب. ويتكون غلاف الثمرة الوسطى من برنشيمة منتظمة تماماً، هذه الخلايا يجب أن تكون الأساس في التغيرات الفسيولوجية المرافقة للنضج، وتشمل الارتفاع السريع في التنفس الذي يعرف بالتنفس الحرج، الذي لاقى الكثير من الدراسات الفسيولوجية، وحديثاً قورن [376]، تركيب جدار الخلية في التفاحيات في الأشجار التي أعطيت معاملات تلقيح مختلفة، ولها خاصية احتفاظ مختلفة. ومن بين تلك الدراسات، فواكه الأشجار التي خصبت بسلفات الأمونيا والسوبر فوسفين وسلفات البوتاس (تفاح NPK) احتفظت بأقل مدة تخزين، أما تلك التي أعطيت P و K وتنمو في المروج (تفاح PKS) فتبقى مدة أطول. وتحت الظروف الأخيرة فإن التزود بالنترات ضعيف. وتفاح PKS يمتلك الخلايا الأكبر، ولكن أيضاً تصل مادة الجدار الضعيف تقريباً إلى كل خلية. وتصل مادة الخلية إلى الحد الأعلى ما بين 110-120 يوماً بعد التلقيح. ويتضح أن هناك فرقاً في التركيب الأساسي للسيليولوز أثناء الطور السريع لنمو الخلية نتيجة للمعاملات المختلفة للمزرعة. إن خاصية الاحتفاظ العالية لتفاح PKS تعتبر بعيدة الاحتمال وتعزى مباشرة إلى تركيب الجدار؛ ومن المحتمل أن المستويات المنخفضة للنيتروجين أثناء النمو ناتجة عن خصائص النمو في كل من الجدار والبروتوبلاست التي تساهم في الاحتفاظ بالخلايا في حالة صحية جيدة لفترة طويلة من الوقت [376]. ومن الأمور الهامة تتبع الطبيعة الدقيقة لهذه الصفات المرغوبة.

وتتكون قشرة التفاح أو غلاف الثمرة الخارجي من البشرة وتحت البشرة. وفي المراحل المبكرة للنمو توجد شعيرات كثيرة. [504، 531] ويستمر نمو الخلية لبعض الوقت. وتوجد الثغور أثناء النمو المبكر، ولكن من الواضح أنها تستبدل فيما بعد بالعديسات [504]. وتوجد الأدمة بكثرة في خلايا البشرة؛ وتركيبها لا يتغير أثناء الزيادة في السمك [140]. وفي التفاحيات الحمراء القشرة، مثل صنف Cox's orange، يوجد

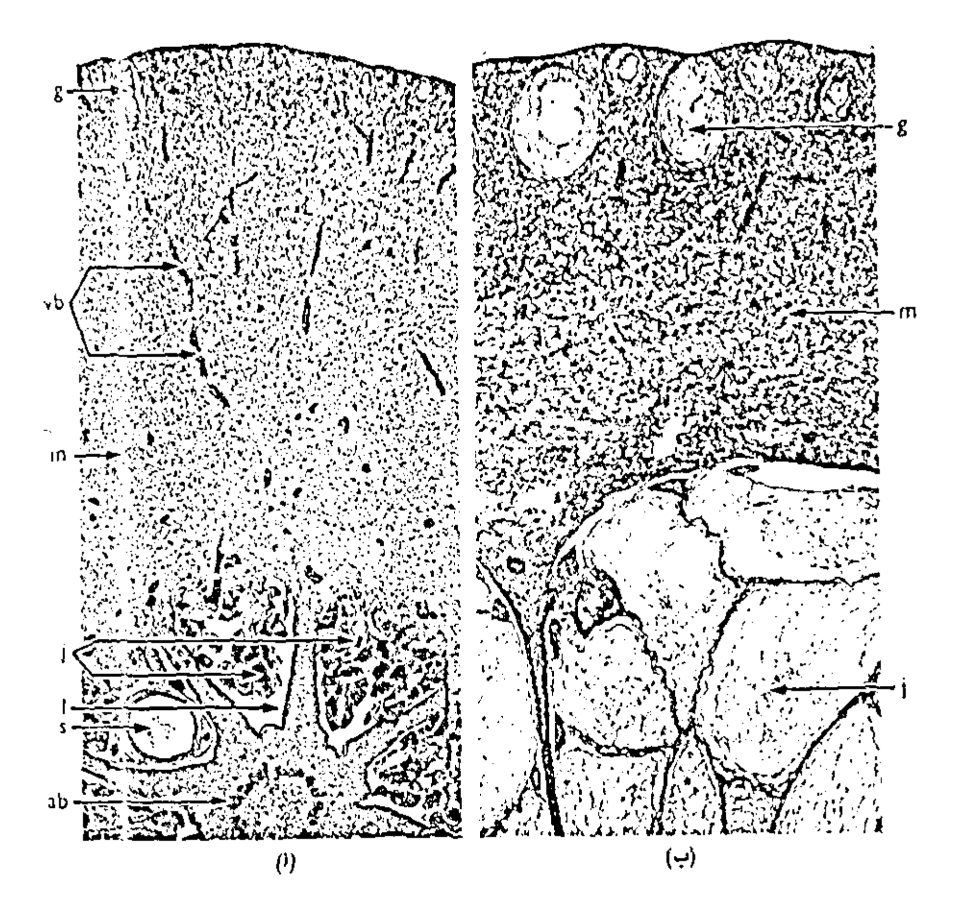
الفلين [141]. وربما توجد الخلايا المسوبرة في مناطق معزولة للفاكهة، إما طبيعياً أو استجابة للجروح؛ وفي كلتا الحالتين نجد أن التركيب متشابه.

تركيب ونمو فواكه الموالح
(Structure and growth of citrus Fruits)

تحتوي فواكه الموالح على تركيب غير عادي إلى حد ما في الجزء الذي يؤكل والذي يتكون من أكياس عصيرية، والنموات من غلاف الثمرة الداخلي إلى الحجيرات. وهذا الوصف اللاحق موضوع على دراسة Schneider [453]. وأثناء نمو الفاكهة تندمج حوالى 10 كرابل بطريقة ما بحيث تصبح أجنحة فصل الكرابل هي الحواجز التي تطوق الحجيرات، والمشيمة محورية. وتتكون الحواجز من طريقتين من نسيج يشبه الغلاف الداخلي للثمرة وبينهما خلايا تشبه الغلاف الوسطي للثمرة. وفي بعض فواكه الموالح يتمزق النسيج الذي يشبه الغلاف الوسطي بسهولة، على سبيل المثال، يتكون من غشاء حجيري (نسيج يشبه الغلاف الداخلي للثمرة) يطوق الأكياس العصيرية والبذور.

والجدار الداخلي للثمرة هو الجزء الداخلي لغلاف الثمرة وجزء من غشاء الحجيرات. ويُصنع من البشرة الداخلية للكرابل وطبقات عديدة من برنشيمة مندمجة. والجدار الوسطي أو البياض albedo، وهو أبيض، ويتكون من خلايا متفرعة والكثير من المسافات البينخلوية وتشبه النسيج الوسطي الإسفنجي للأوراق. وتتشعب الحزم الوعائية خلال الجدار الداخلي للثمرة. ويشتمل غلاف الثمرة الخارجي الملون أو فلافيدو Flavedo على البشرة والأدمة والبرنشيمة المجاورة. والغدد الزيتية مسؤولة عن الرائحة العطرية للفاكهة، والخلايا الذاتية التي تحتوي على البلورات موجودة في غلاف الثمرة الخارجي (شكل 7-10). وفي الفواكه غير الناضجة، والفواكه الخضراء توجد البلاستيدات الخضراء في الخلايا البرنشيمية؛ وعندما تنضج الفاكهة تتحول هذه البلاستيدات إلى بلاستيدات ملونة، كما في ثمار الطماطم، ويتحطم النظام الزخرفي للجرانا الموجودة في البلاستيدات ويتبعه نقص في اليخضور وزيادة في الكاروتينيودات، التي تعطي اللون الخاص بالفاكهة الناضجة وتتكون قشرة فواكه الموالح من الغلاف الخارجي ومعظم الجدار الوسطي [453].

ويمكن تأخير بداية النضج والشيخوخة في فواكه الموالح بمعاملتها بحامض الجبرليك. وفي برتقال السرة، ربما لا تجنى الفواكه حتى 8 شهور بعد بداية تليين اللحاء أو القشرة. والتليين أو التطرية ما هي إلا نتيجة توسع وتحوصل خلايا



(شكل 10-7) قطاع عرضي لنمو فاكهة برتقال فالنسيا. (أ) قطاع في فاكهة جمعت في يوليو. توسع غلاف الثمر كثيراً بواسطة انقسام الخلية، ولكن الحجيرات (d) ما زالت صغيرة نسبياً. الأكياس العصيرية (J) موجودة، وبذرة واحدة (S). الغدد الزيتية (g) موجودة في الطبقة الخارجية لغلاف الثمرة الخارجي. غلاف الثمرة موجودة في الطبقة الخارجية لغلاف الثمرة الخارجي. غلاف الثمرة الوسطى (m) النصوع محجوز بواسطة الحزم الوعائية (.vb). توجد الحزم الوعائية (ab) مركزياً. x 12. (ب) قطاع الفاكهة الناضجة، توضح غلاف الثمرة الخارجي وأجزاء الحجرتين. الحجيرات والأكياس العصيرية موجود الآن اكبر نسبياً. الفراغات البينخلوية واضحة في منطقة غلاف الثمرة الخارجي. x 12.
(From Schneider, [453] Figs.1-220 and 1-30 A, pp.67 and 83).

البياض والفلافيدو؛ ويتكون الكثير من المسافات البينخلوية وتضعف الجدر الخلوية وتتحطم، وخاصة في البيضاء. وبعد المعاملة بالجبرلين، تبقى هذه الخلايا متصلة والنسيج اكثر إحكاماً [107].

والأكياس العصيرية عبارة عن نموات معنقة من الجدار الداخلي. وفي برتقال

فالنسيا، تنشأ الأكياس العصيرية تشبه ـ القبة تبرز من الجدار الداخلي إلى الحجيرات (شكل 7-11)؛ وتتكون من وقت تفتح الزهرة إلى حين سقوط القلم. وتشترك خلايا البشرة وتحت البشرة في تكوينها. وتبقى قمة الكيس العصيري مرستيمية وتستمر في النمو. ويبدأ توسع الخلية في مركز الكيس وتتقدم إلى الخارج. وعند النضج تتكون الأكياس العصيرية من بشرة طويلة الخلايا بها أدمة شمعية، تطوق خلايا كبيرة متحوصلة تحتوي على العصير. ودراسة نمو الأكياس العصيرية بالمجهر الالكتروني ربما تكون هامة.

وفي برتقال فالنسيا، يمكن تقسيم النمو إلى ثلاث مراحل. المرحلة الأولى تمر أنسجة غلاف الثمرة بالانقسام الخلوي لعدة شهور؛ ويرجع معظم التغير في الحجم إلى نمو الجدار الوسطي للفاكهة، وتوسع الحجيرات قليل. وخلال الستة شهور تبدأ المرحلة الثانية حيث ينمو غلاف الثمرة بتوسع الخلية كما يظهر التمايز، وتزداد الحجيرات في الحجم. وفي المرحلة الثالثة، يقل النمو ويتغير لون الفاكهة وتنضج [453].

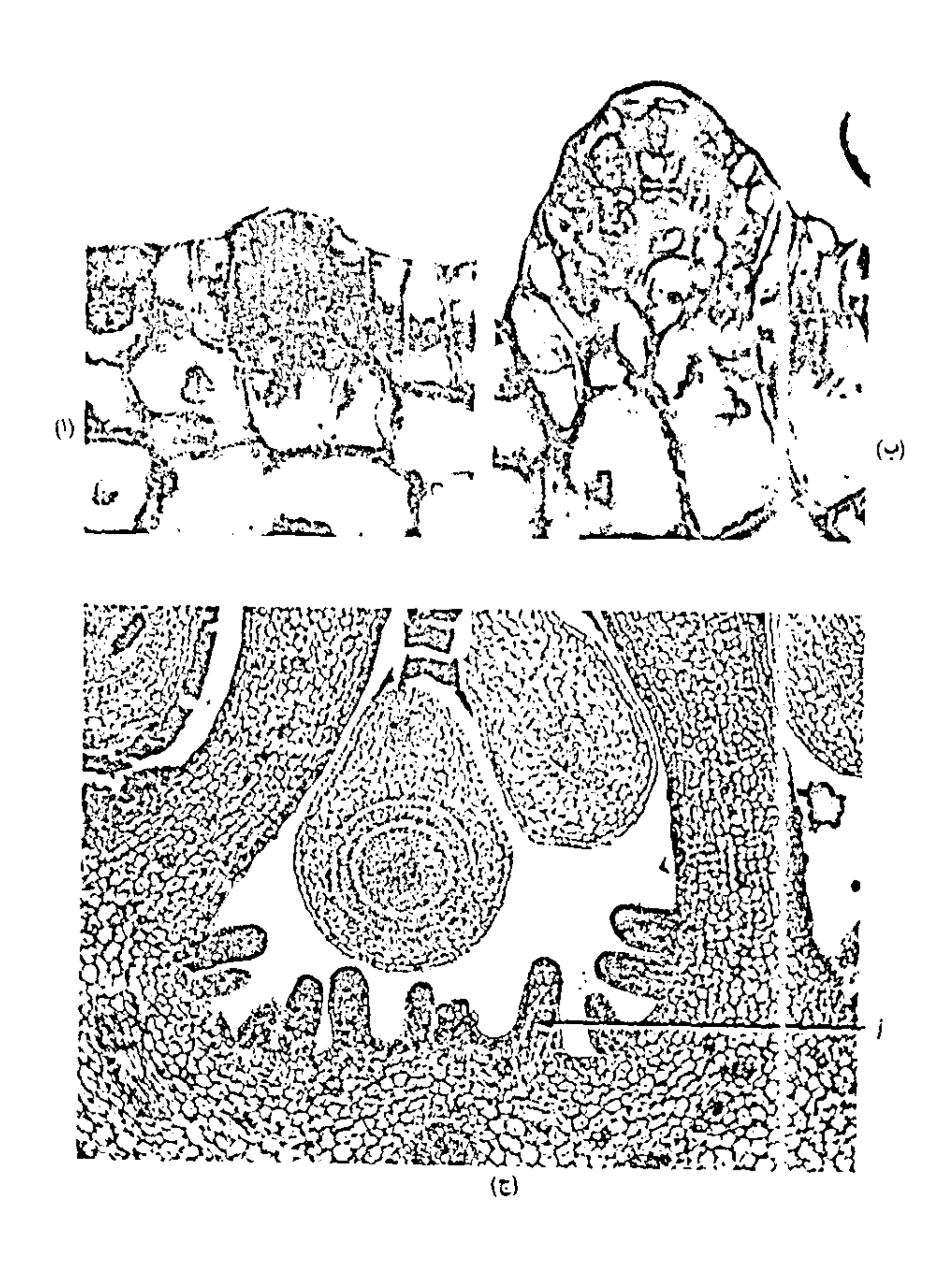
ولقد وجد حديثاً أنه من الممكن زراعة نسيج الليمون خارجياً [373]، وهي التقنية التي لها بعض أهمية التلقيح.

تركيب ونمو الموز (Structure and growth of banana)

لقد تم انتقاء وتهجين الموز لمدة طويلة من الزمن لطراوة فاكهته وافتقارها من البذور. وحديثاً درس Mohan Ram و Stewart, Ram نمو الفواكه البكرية والأصناف الحاملة للبذور للموز Musa acuminata وكما في أصناف الفواكه اللابذرية الأخرى، يعتقد أن الموز البكري ربما يحتوي على كمية أكبر من الأكسين الداخلي الأصل مقارنة بالفواكه غير الملقحة للأصناف البذرية.

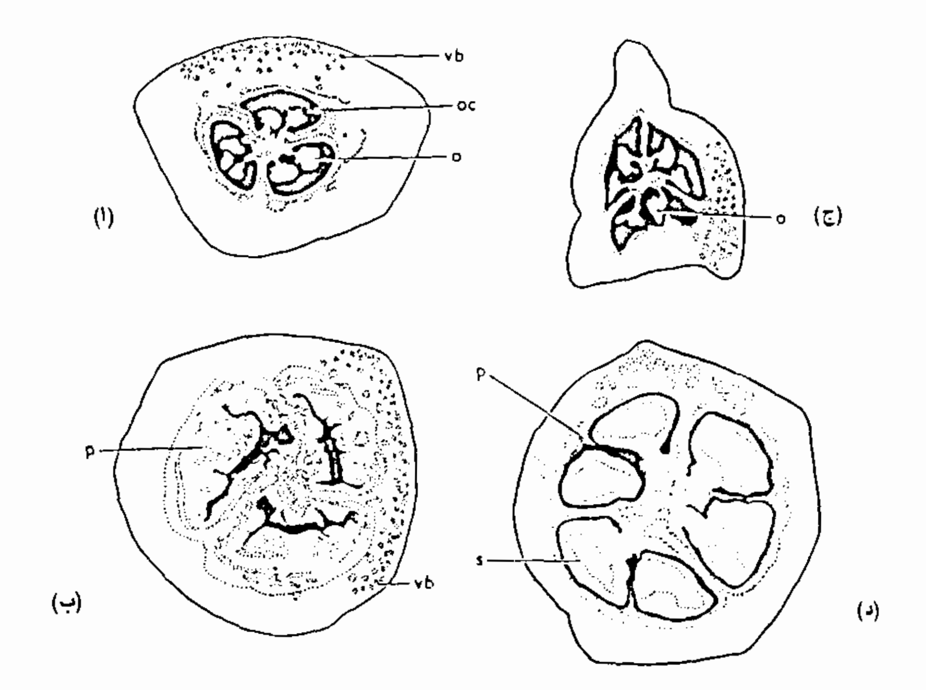
وكما يتبين من شكل 7-12 أ و جـ، عند وقت ظهور المبايض نجد أن الموز البكري والموز الحامل للبذور متشابهان، ولكن تتميز الفواكه البكرية بنمو اللب pulp اللحمي، الناعم، بينما في الفواكه البذرية تنمو البذور نفسها وتساهم في زيادة الحجم (شكل 7-12 ب و د).

وتحتوي البشرة على أدمة على السطح الخارجي. وتوجد عدة طبقات تحت بشرية، وتوجد في الداخل منطقة عريضة من البرنشيمة بها حزم وعائية مبعثرة. وفي داخل الفاكهة توجد منطقة برنشيمية تحتوي على مسافات بينخلوية جيدة التكوين، وداخل هذه المنطقة توجد منطقة الحزم الوعائية يحاط بها خلايا لبنية، تمر بزاوية قائمة على



(شكل 7-11) نمو الأكياس العصيرية في برتقال فالنسيا. (أ) تتكون الانقسامات الاحديدابية في طبقة البشرة والانقسامات البريكلينية في طبقة تحت البشرة، التي تعطي منشأ الكيس العصيري. 1100 x. (ب) تحدث الانقسامات في خلايا البشرة وتحت البشرة لمنشأ الكيس العصيري. 1300 x. (ج) قطاع الحجيرة التي يستطيل فيها الكيس العصيري (أ) وتظهر النمو المرستيمي في القمة. 100 x.

(From Schneider, [453] Fig.1-24 A, E and H, p.71).



(شكل 7-12) قطاع عرضي في فواكه النمو البكري والأصناف التي تحمل البذور للموز. (أ) الفاكهة البكرية عند وقت ظهور الشمراخ. (ب) الفاكهة البكرية 8 أسابيع بعد الظهور او التفتح، تبين اللب (p) غازياً تجويف المبيض (oc) أو الحجيرة. (ج) الفاكهة البذرية وقت التفتح (د) الفاكهة البذرية 8 اسابيع بعد التفتح. يوجد لب قليل حول الحجيرات، التي تشغلها البذور الممتدة. O، بويضة؛ s، بذرة؛ vb، حزمة وعائية

(From Mohan Ram, Ram and Stewart, [364] Figs.44, 47, 70 and 73, Plates 6 and 10)

المحور الطولي للفاكهة. ويتكون غلاف الثمرة الداخلي من 5-7 طبقات من الخلايا البرنشيمية التي تحتوي على خلايا لبية وتحاط بواسطة البشرة الداخلية.

وتتكون الحواجز من خلايا برنشيمية، موازية للحزم الوعائية، وتحت البشرة المنشئة لخلايا اللب وبشرة عن كلا الجانبين.

ويحدث الانقسام الخلوي في الموز البكري في خلايا اللب خلال أسبوعين بعد ظهور النورة. ويحدث تمدد الخلية في غلاف الثمرة. وتتحلل البويضات ويمتد الحاجز إلى الحجيرة، جزئياً نتيجة لنشاط المنطقة المنشئة للّب، ويستمر الانقسام الخلوي في نذائر اللب إلى أربعة أسابيع بعد الظهور، ثم يتبعه توسع الخلية. ونشاط هذه الخلايا غير منتظم، ويحتوي اللب في الغالب على حدود غير منتظمة. ويخفي نمو اللب الحجيرات غالباً وباستمرار (شكل 7-12 ب). ويترسب النشا في اللب بعد حوالى 4 أسابيع من ظهور وبداية الاختفاء بحوالى 8 أسابيع فيما بعد.

وفي فاكهة الموز يوجد نوعان من العناصر التي تحتوي على التـانينات؛ مبعثـرة في القشرة [34]. ويحتوي الموز غير الناضــج على طعم قـابض ناتــج عن الثانينـات؛ وأثناء النضــج تزول خـاصية الطعم القـابض. وتنخفض كمية التـانينات كثيـراً في كل من القشرة اللب للموز الناضـج؛ وفي هذا الوقت يجف اللبن أيضاً كمـا تختفي التانينـات كلية في اللبن الجاف [34]. وحيث إن الخاصية القابضة بالطبع صورة غير مرغوب فيها للفاكهة، سيكون اكتشاف العوامل التي تتحكم في إفراز التانينات هاماً. وهذه إحدى الطرق التي يمكن فيها لعلماء التشريح وفسيولوجيا النبات مساعدة مربي الفواكـه، ويتضح على المستوى العام، على الأقل، أن الفلاحين غير قادرين على عمل الكثير.

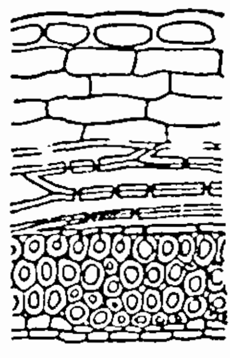
وقشرة الموز تفصل اللب عند منطقة البرنشيمة مع الفراغات الهوائية الواضحـة، التي تتسع كثيراً في الوقت نفسه.

وفي الأصناف البذرية التي درست [364]، يحدث توسع البويضات وتمدد الحواجـز والزيادة في حجم المبيض في حوالى أسبوع. وبعد 4 أسابيع تتضح الـزيادة في عـدد خلايا اللب، ولكن تنغمر البذور في الحجيرات. وفي الأطوار المتأخرة للنمو يبقى نسيج اللب نحيلاً نسبياً (قارن شكل 7-12 ب و د). وتصبح البذور سميكة جداً.

ولقـد تبين في المـوز الذي يؤكـل، على النقيض من أغلب الفـواكـه الأخـرى، أن يحصل الاخفاق بدلاً من النجاح، حيث إن الإخصاب هو الـذي يسمح لنمـو المبيض ويحث النمـو في اللب. ووجود البـذور الخصبية يخمـد نمو هـذا النسيج [364]. وآليـة التحكم الهرموني المعقدة يجب أن تستخدم، وتعطي حقلاً اقتصادياً هاماً لدراسـات لاحقة.

تركيب ونمو البقول (Structure and growth of legume)

وعلى النقيض من الفواكه الغضة التي سبق شرحها، تعتبر البقوليات، التي منهـا قرن البازلاء مثـالاً شائعـاً، والذي يتكـون أساسـاً من نسيج سكلـرنشيمي، وتتميز البقوليات عموماً بالبشرة الخارجية وتحتها نسيج برنشيمي، ثم النسيج سكلرنشيمي وغالبا طبقات قليلة من البـرنشيمة متـداخلة بـين هذه الطبقـات والبشرة الداخليـة. وتوجد الحزم الوعائية في المنطقة الخارجية للبرنشيمـة [174]. وبعض القرون متفتحـة، وأخرى غير متفتحة، وفي الغالب توجد علاقة بين تشريح القرن ودرجة التفتـح. ولكن يحـدث التفتح النشط، ومن الضروري اعتبـار عاملـين؛ التوجـه المتصـالب لعنـاصر السكلرنشيمة والجسيمـات السيليوزيـة، ووجود الفصـل بين النسيـج في منطقة خط الاتصـال الممتد من البشرة الـواحدة إلى الأخـرى [174]. شكل 7-13 يظهـر جزءاً من



(شكـل 13-7) قطــاع عــرضي في جــزء من قــرن Astragolus namosus. لاحظ الجـدار السميـك الاسكلرنشيمي.
(From Fahn and Zoharz, [174] Fig.11, p.102).

القطاع في قرن Astragolus hamous، الذي فيه المحور الطويل للخلايا المشتملة على الطبقة الداخليـة للسكلرنشيمـة تمتد مـوازية للمحـور الطولي للقـرن، بينما الطبقـة الخارجية تمر عرضياً.

البـــذور (Seeds)

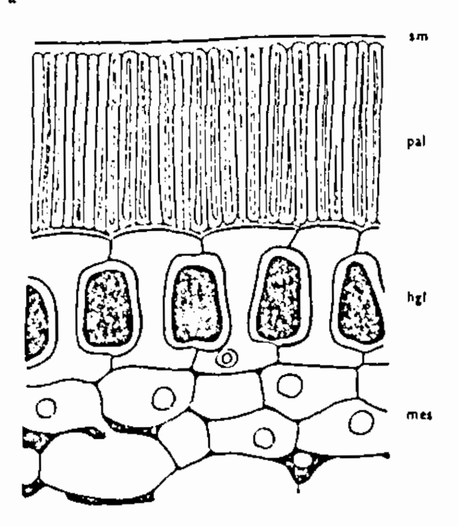
أثناء نمو البذرة من البويضة، ينمو غلاف البويضة أو الأغلفة، إلى قصرة البـذرة أو غلاف البذرة. وتنمـو البويضـة المخصبة أو الـزيجوت إلى جنـين *embryo* (انظر فصل 8)، والاندماج الثلاثي للأنوية، أو نواة الأندوسبرم الابتـدائية، تنقسم لتعطي الإندوسبرم. والبذور عديمة البذور الداخلية exalbuminous تحتوي على إنـدوسبرم قليل أو قد لا يوجد بها أندوسبرم؛ وفي مثل تلك البذور يقتصر تخزين المواد الغذائية في الغالب على خلايا الفلقتين.

وفي بعض الأنواع النباتيـة، ذات التركيب المشرق اللـون، ينمو الجِفْت aril كنمـو للحبل السري. والمثال المعروف جيداً هو إحدى التـوابل المستخـرجة من بـذور جوز الطيب Myristica Fragrans.

وغلاف البذرة أو القصيرة هام لعدة أسباب. لأنه ربما يؤثـر على سكـون البذور؛ ومثـل هذه التـأثيرات ربمـا ترجـع إلى التداخـل في أخذ الأكسجـين. أو ربما تعطى القصيرة مقاومـة آلية إلى نمـو الجذيـر. وتحتوي بـذرة كور العبيـد، على اثنـين من مثبطات النمو التي تذوب في الماء. وترشح هـذه المواد بسرعـة خارج الجنـين نفسه، ولكن القصرة غير منفذة وبذلك لا يحدث الرّشـــح من البذور المتصلـة [567]. وصلابـة القصرة ربما تعطي الحماية، والبذور التي تبقى حية لفترات طـويلة من الـزمن، مثل بـذور اللّوطس المقـدس Nelumbium، والتي في الغالب تكـون بذورهـا صلبـة جـداً وقصرات البذرة غير منفذة نسبياً.

ومن دراسة التحكم في السكون في الرز، وجد Roberts [430] أن المعاملة بمثبطات التنفس تحفز كسر السكون في كل من الرز وفي العديد من الأنواع النباتية الأخرى. وإزالة القصرة جزئياً أيضاً تكسر السكون. ولقد أوضحت دراسات كيمياء النسيج أن كلاً من طبقة الأليرون عند محيط الإندوسبرم والقصرة يحتوي على نشاط عالٍ للأنزيمات المستخدمة في تفاعلات الأكسدة ـ الاختزال. وهكذا يعتقد أن الطبقات الخارجية للبذرة ربما لا تكون الحاجز الطبيعي فقط الذي يعوق وصول الأكسجين إلى الجنين [431]. كما يظهر تأثير فسيولوجي خاص جداً ليعطي طبقات النسيج، وأيضاً ما يحدث في حث تركيب α- أميليز في طبقة الأليرون، ستناقش فيما بعد. ويعتقد أن سكون بذور الخردل البري Sinapis arvensis يرجع إلى تأثير مثبط نمو خاص ينتج عندما يكون تركيز الأكسين منخفضاً في مقدمة البذرة [161] و [162]. ومرة أخرى، يعتقد أنها تعوق دخول الأكسجين، بسبب المواد المخاطية والفينولات المتكونة فيها [160]. ومما يجدر ملاحظته أن بذور الخردل البري أيضاً تمتلك طبقة اليرون.

ويعتبر تركيب البذرة هاماً جداً في التصنيف. وفي بذور عائلة البقوليات تحتوي البذور على صفات متميزة؛ وتحتوي القصرة على نسيج عمادي خارجي، يتكون من البشرة الخارجية لغلاف الثمرة الخارجي، وأيضاً خلايا تشبه الساعة ـ الرملية، غالباً ما تتكون من خلايا تحت البشرة لغلاف الثمرة الخارجي (شكل 7-14). حتى



(شكل 7-14) قطاع عرضي للجزء الخارجي لقصرة Mucuna utilis، توضح الجدار السميك لخلايا النسيج العمادي وخلايا الطبقة تحت البشرية التي تشبه الساعة ـ الزجاجية. hgi، خلايا الساعة ـ الزجاجية: mes، والنسيج الوسطي للغلاف الخارجي للبويضة: pal، النسيج العمادي: sm، الطبقة المخاطية.

(From Corner, [110], Fig. 1A, p.118).

شضية البذرة التي تمتلك هذه المميزات يمكن التعرف عليها كبقوليات [110]. وبواسطة الصور السطحية المتعددة، يمكن التعرف على الكثير من الأهميات الاقتصادية للأنواع النباتية، حتى الأصناف [540] أحياناً. وأجزاء صغيرة جداً، في الغالب كافية للتعرف عليها، وهذه الحقيقة هامة في الطب الشرعي وفي التحكم في نوعية ونقاء المواد الغذائية والعقاقير، حيث إنه يمكن كشف الغش بسهولة نسبياً.

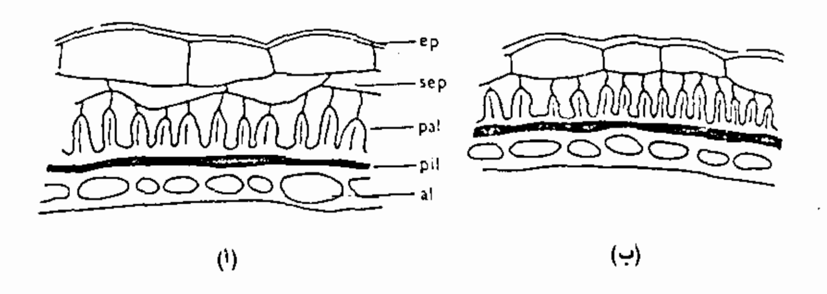
وبسبب الاختلاف الكبير جداً في تركيب قصرة البذرة لذلك يمكن استعمالها في التصنيف، ومن الواضح مرة أخرى أنه لا يمكن عمل تعميم مؤثر، طبقاً للأمثلة القليلة التي شرحت، لتوضيح بعض من مجال التركيب الذي يحدث.

تركيب قصرة البذرة (Structure of seed coat)

الملفوف (العائلة الصليبية) (Brassica (Curciferae))

وفي بذور أعضاء العائلة الصليبية، التي ينتمي إليها الملفوف، البشرة الخارجية للقصرة كثيراً ما تكون مخاطية. ويمكن رؤية هذا بغمس بذور حب الرشاد Lididium، عندما يصبح المخاط واضحاً بجلاء. وبما يسمى خلايا النسيج العمادي، وهي عبارة عن خلايا طويلة وسميكة الجدر القطرية وكذلك جدر التماس الداخلي، هي أيضاً في الغالب موجودة في أعضاء هذه العائلة. وربما أيضاً توجد، طبقة الصبغة، ممثلة في بقايا الغلاف الداخلي [540].

وفي بذور الملفوف، تظهر خلايا البشرة طويلة في القطاع، وغالباً ما يتزامن معها الجدار المحدب والمخاط، يشغل كل تجويف الخلية (شكل 7-15). وربما توجد طبقة

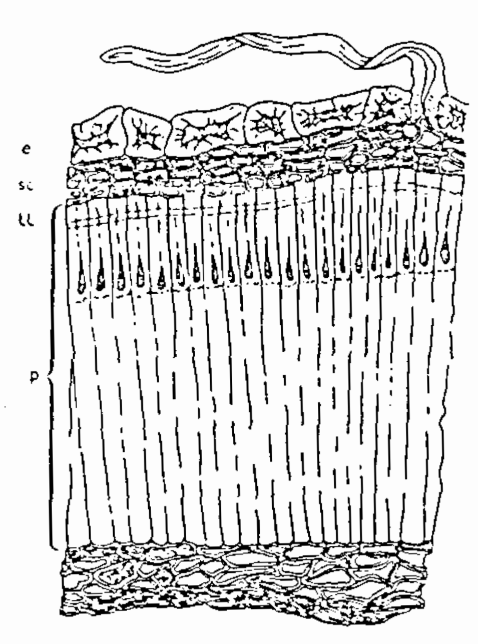


(شكل 7-15) قطاع عرضي في قصرة الفجل. الطبقة تحت البشرية ربما موجودة (أ) أو تطمس (ب).
ep، البشرة: sep، الطبقة تحت البشرية pal ـ النسيج العمادي: pil، طبقة الصبغة: al، طبقة الاليرون.
(From Vaughan, [538] Figs.1 and 2, p.365).

تحت البشرة المتميزة، أو قد لا توجد (قارن شكل 7-15 أ و ب). وتحرز خلايا النسيج العمادي على الجدر الداخلية وجزء من الجدر القطرية السميكة والملجننة قليلاً [538]. وفي التمييز للأنواع المختلفة للملفوف، حجم وشكل خلايا البشرة ربما يكونان هامين. وتحرز غالبية بذور اللفت على صبغة داكنة في كل من النسيج العمادي وطبقات الصبغة، ولكن بعض الأصناف لا تحتوي على الصبغة الغامقة [539].

القطن (العائلة الخبازية) Gossypium (Malvaceae)

تمتد خلايا بشرة بويضة القطن إلى شعيرات طويلة وحيدة الخلية (انظر الجزء الأول [127] شكل 7-7). وهكذا نجد أن خلايا البشرة الخارجية تحمل هذه الشعيرات عند النضج، التي تكون القطن التجاري (شكل 7-15). وتوجد منطقة تحت ـ بشرة من عدة طبقات من الخلايا، ومنطقة داخلية لعدة طبقات من الخلايا [540]. وتحرز خلايا النسيج العمادي على تجويف نحيف جداً، وتظهر كل خلية «خطا وضاء». وهذه الحزمة التي تمر عرضياً إلى المحور الطولي للخلايا، وغالباً ما



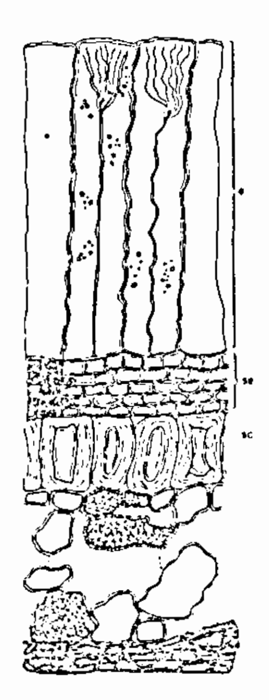
(شكل 7-16) قطاع عرضي في قصرة بذرة القطن. e، بشرة؛ se، الصبغة تحت البشرية؛ 11، الخط الخفيف؛ الطبقة العمادية، x 270،

(From Vaughan, [540] Fig.1A, p.252. Published by permission of The Linnean Society of London).

يحدث في خلايا النسيج العمادي. ويختلف انكسار الضـوء في هذه المنطقـة، ويعتقد أن جدار الخلية متحور كيميائياً وفيزيائياً بطريقة ما وتظهر الأعضاء الأخرى للعائلة الخبـازية طبقـة نسيج عمـادي متشابهـة إلى حـد مـا قصرة بـذور السيبـة Ceiba pentandra، مصدر القبك أو الألياف الحريرية، التي تتبـع عائلـة القنبليات Bombacaeae، تعتبر في بعض الأحيان ذات علاقة، ومتشابهة جداً [540].

القرع (العائلة القرعية) (Cucurita (cucurbitaceae))

خلايا البشرة الخارجية لقصرة بذرة القرع طويلة جداً، ولها ضلـوع متفرعـة على الجـدر القطريـة (شكل 7-17). وتـوجد تحت البشرة طبقـات عـديـدة من الخـلايـا الصغيرة المنقرة. وطبقة واحدة من الخلايا الحجرية الكبيرة تتداخل بين هذه الطبقة ومنطقة خلايا البرنشيمة الإسفنجية، والبعض منها تمتلك جـدراً ذات تغليظ شبكي. ويوجد نمط مشابه في الأعضاء الأخرى لهذه العائلة [540].



(شكـل 7-17) مطاع عـرضي في قصرة الخيار، e، البشرة: se ـ الطبقـة تحت البشريـة: sc، الخـلايـا الحجرية. 200 x.

(From Vaughan, [540] Fig.1H, p.252. Published by permission of the Linnean Society of London).

الفاصوليا (العائلة البقولية) (Phaseolus (Leguminosae))

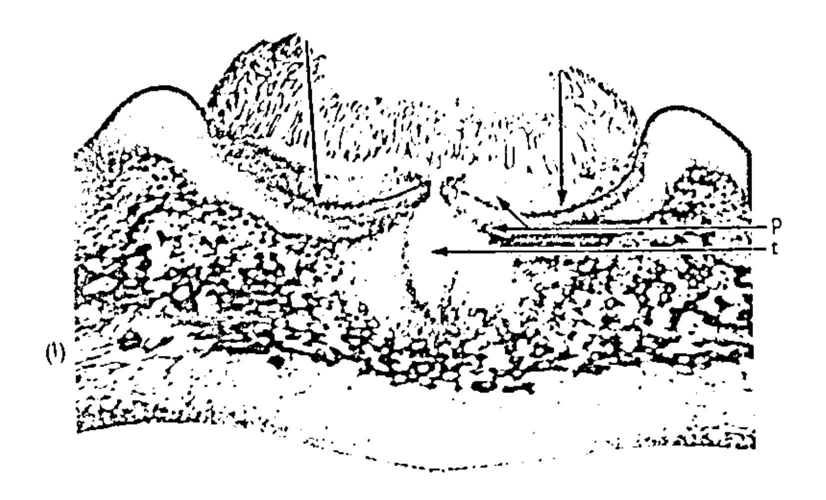
وكما سبق ذكره، تتكون البشرة الخارجية لبذور البقوليات من خلايا النسيج العمادي، وطبقة تحت البشرة تسمى خلايا السعة الزجاجية. وتوجد هذه الطبقة في بذور الفاصوليا (شكل 7-18). وتحتها توجد طبقة نسيج برنشيمي رقيقة الجدر بها حزم وعائية. والجزء الخارجي لهذا النسيج يحتوي على مسافات بينخلوية جيدة التكوين وتشبه إلى حد ما النسيج الوسطي الإسفنجي. ومنطقة السرة hilum تحتوي على تنظيم متخصص [110]. ويمتد اتصال الحبل السري إلى تركيب يشبه القرص الذي يدخل في انخفاض السرة. وتتكون خلايا الطبقة الخارجية في رأس الحبل السري من طبقة النسيج العمادي، التي تلتصق بطبقة النسيج العمادي للقصرة (شكل 7-18). وطبقات النسيج العمادي تتقاطع بواسطة بروز ضيق، يعمل كممر للهواء في ضلع البذرة. ويؤدي هذا البروز إلى مجموعة من القصيبيات، بما يسمى «قضيب القصيبية». وتوجد بالنسيج فراغات هوائية واضحة على كلا الجانبين من مجموعة القصيبيات. وتركيب سرة الفاصوليا مشروح بالتفصيل بواسطة Corner [110].

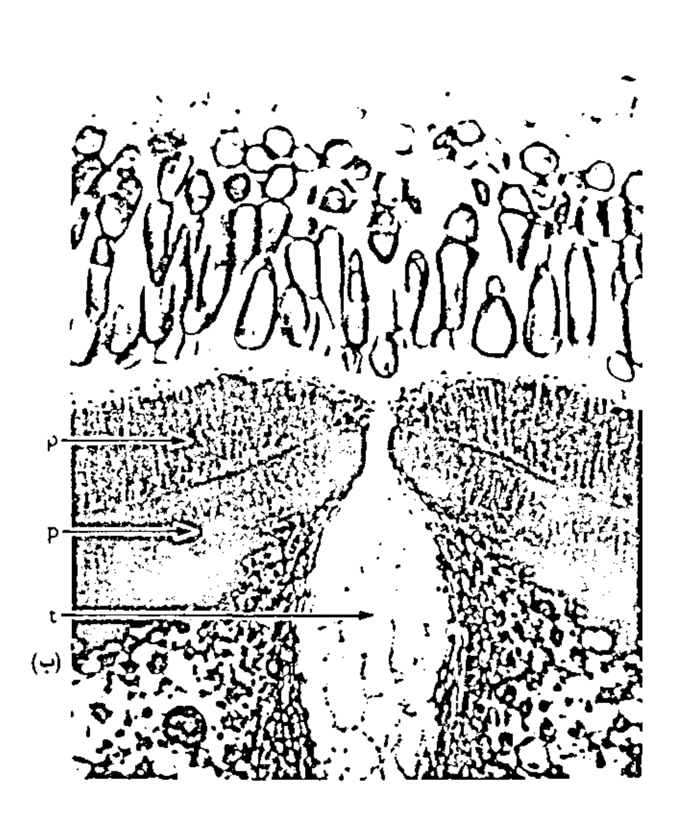
وتشير التجارب [1, 263] الى أن قصرة بذور البقوليات غير منفذة للماء باستثناء السرة. ويتضح أن هذه المنطقة تقوم بوظيفة الصمام الذي يمتص رطوبة الهواء، يفتح تحت الظروف المنخفضة الرطوبة ويغلق عندما تكون الرطوبة عالية، وهكذا تحتفظ بظروف جفاف البذرة أثناء النضج. ويتضح أن الخط الوضاء يشير إلى موقع الطبقة غير المنفذة. وتمتص النّدى تحت ظروف الزيادة التدريجية للرطوبة النسبية، والتي يبقى فيها الشق مفتوحاً.

الإندوسبرم (Endosperm)

نمو الاندوسبرم وعلاقاته مع الجنين روجعت بالتفصيل بواسطة Brink و Cooper [64].

تحتوي خلايا الإندوسبرم في الغالب على مواد غذائية احتياطية، على هيئة حبيبات نشا أو أجسام بروتينية. وفي بعض الأنواع، مثل نخيل، البرسيمون persimmon، جدر الخلية ربما تكون سميكة وهي تعمل في ادخار الغذاء. ويوجد حقل النقر الابتدائية واضحاً أو توجد النقر في الجدر (انظر الجزء الأول شكل 4-1). وحيثما توجد غلاف في البذرة، ربما تكون جدر الخلية أيضاً سميكة جداً ومنقرة وربما يمتص أثناء نمو الجنين والإنبات [18]. وفي بعض البذور، ربما توجد



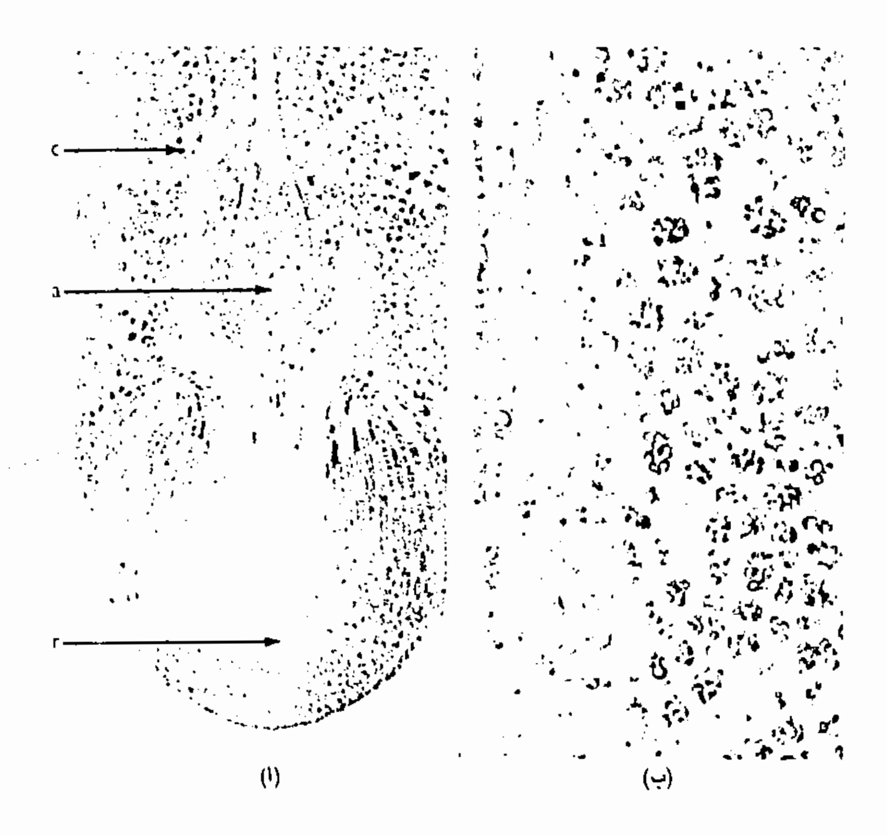


(شكل 7-18) قطاع عرضي في قصرة الفوصليا، في منطقة السرة. فوق رؤوس السهم نسيج الحبل السري. النسيج العمادي (p) يتكون من سكلريدات كبيرة. t، القصيبات. (أ) x 150. (ب) x 300.

السفيروسومات. وتستقر الإنزيمـات المختلفـة في هذه الأجسـام [491]. وفي إندوسبـرم الـدخان تتجمـع هذه العضيـات وتحرك اللبييـدات الاحتياطيـة. وتعرف العضيـات بالجليوكسي سومات glyxoysomes، الذي فيه إنزيمات دورة حـامض الجلايكـوليك، تستقر، أيضاً، في البذور.

وحيثما تفتقر البذور إلى الإندوسبـرم، ربما تخـزن المواد الغـذائية، مثـل النشـا واجسام البروتين، في خلايا الفلقات. (شكل 7-19).

وفي الغلال، تشتمل مواد ادخار الإنـدوسبرم عـلى هيميسيليولـوز لجدر الخليـة، نشا وبروتين. والتحلل بالماء لهذه المواد المخزنة يتم عـلى التعاقب بـواسطة الإنـزيمات المختلفة [343]. وربما توجد الأجسام البروتينية أو حبيبات الأليرون في طبقات خاصة في



(شكل 7-19) (ا) قطاع طولي في الجنين الكـامل النمـو في بذرة السـنط. a، قمـة الغصن؛ c، فلقات؛ r الجذير، x 45. (ب) جزء من توسع الفلقة، تظهر الأجسـام البروتينية في الخلايا، x 150.
(Slide by courtesy of MR. H. Chiu).

الإنـدوسبرم، كمـا في طبقة الألـيرون لحبوب الغـلال. ومن الشعـير، تستجيب هـذه الخـلايا إلى هـرمـون حـامض الجبـرليـك، الـذي ينتجـه الجنـين، بـإفـراز إنـزيم α ـ أميليـز [536]. وهـذا يهضم النشـا المـوجـود في بقيـة الانـدوسبـرم محـولاً الكربوهيدرات المخزنة إلى الجنين التام، وهذه التفاعلات الفسيـولوجيـة الهامـة بين الجنين ومناطق الإندوسبرم نوقشت بالتفصيل في الجزء الأول [127]، فصل 3 وفي كتاب آخر من هذه السلسلـة [497]، في كل من البـذور الجافـة والمتشربة للمـاء بعد المعـاملة بالجبرلين. تتكون حبيبات الأليرون والسفيروسومات في خلايا الأليرون للبذور الجافـة والمتشربـة للماء، كمـا توجـد شبكة إنـدوبـلازميـة خشنـة وبـوفـرة. كمـا تـوجـد البوليريبوسومات أيضاً في الخلايا [290]. وبعد المعاملـة بالجبـرلين يـوجد طـور تأخـر أثناءه لا يحدث تركيب هام للإنزيم. وأثنـاء هذه الفتـرة تحدث تغـيرات سيتولـوجية مختلفة. على سبيل المثال، تتفتح حبيبات الأليرون وتزداد كمية الشبكة الإندوبلازمية الخشنة. وفيما بعـد، تنبسط الشبكة الإنـدوبلازميـة، وتصل الحـد الأعلى بعـد 14 سـاعة من المعـاملة بـالجبرلـين. ومن المحتمل أن هـذا يمثل الفتـرة العليا لتكـوين الإنزيم [291]. والشبكة الإندوبلازمية وقتئذ حويصلات تتكاثر. وتتناقص كمية الشبكة الإندوبلازمية من 19-22 ساعة بعد المعاملة [292]. والتغيرات الكيموحيـوية في الخـلايا يمكن أن تكون لها علاقة بتزامن تغيرات التركيب.

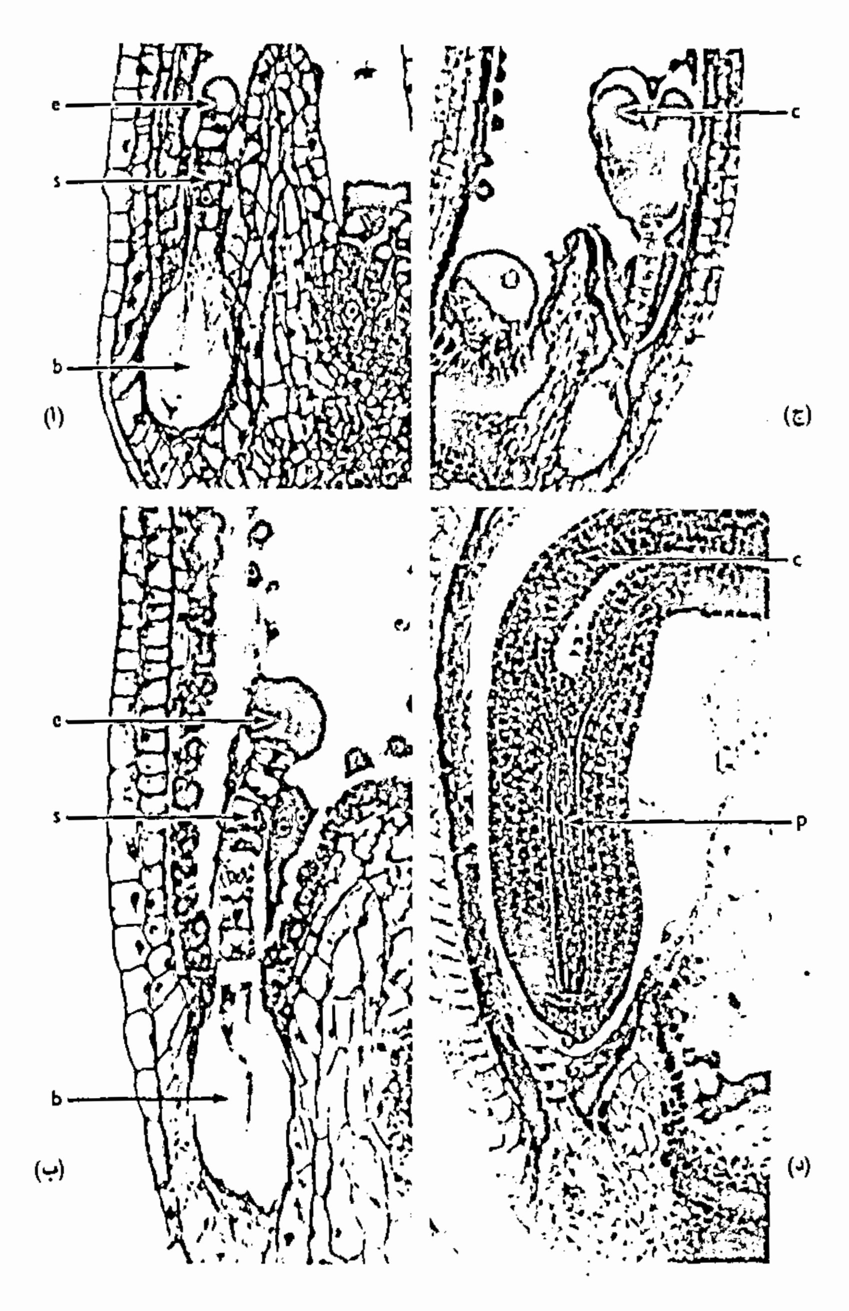
ونمو الجنين وعلاقاته مع الأنسجة المجاورة للبذرة ستُدرس في الفصل اللاحق.

8

الأجنة (Embryos)

تركيب ونمو الأجنة في المملكة النباتية من المواضيع الواسعة، ويتعدى مجال هذا الكتاب. والقارىء الذي يريد الوصف التفصيلي للتشكل الجنيني عليه أن يرجع للدراسة الكلاسيكية لكل من Souèges [490] و Johansen [285] و Maheshwari [344] و Wardlaw و Davis [134]. ولعدة سنوات من البحث على أجنة النبات المهتمة أساساً بتتبع خطوط انقسام الخلية أثناء النمو. وحديثاً، اجريت محاولات لاكتشاف المتطلبات الغذائية للأجنة تجريبياً بإزالة الأجنة النامية في المراحل المختلفة وتنميتها في مزارع معقمة. وتركيب إندوسبرم النبات كثيراً ما يكون معقداً وفي الغالب تزود الأجنة داخل الأنسجة الحبة بالمغذيات الهرمونية والمواد الأخرى. وسائل إندوسبرم جوزة الهند، وحليب أو ماء جوزة الهند، يحتوي على نظم معقدة من الأيونات غير العضوية والأحماض الأمينية والمركبات النيتروجينية والأحماض الأمينية والفيتامينات والسكريات والمواد الهرمونية. ولتلك الأسباب، كثيراً ما يستعمل في مكونات الوسط الغذائي للمزارع، لتنمية الأجنة والأجزاء النباتية الأخرى. وتحتوي اجنة الأنواع النباتية الأخرى على اكسين. والتجارب المختلفة التي أجريت والتي تشتمل على معاملات الأجنة النامية بالإشعاع، أو الكيماويات التي تحتوي على الهرمونات أعطت معلومات هامة. ولخصت في مكان ما [418] و [553] و [559].

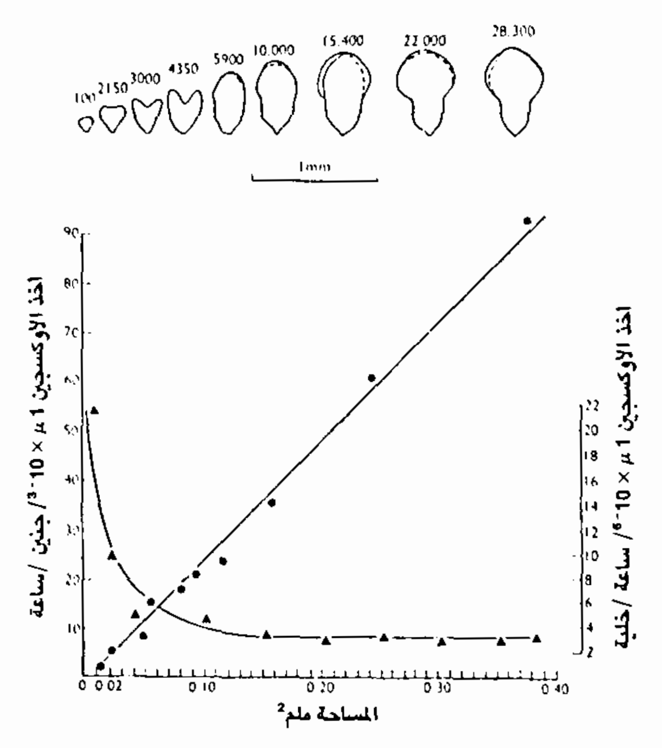
تمر معظم الأجنة بطور دائري أو كرى للنمو. وفي الفلقتين تنظيم الفلقتين يعطي الجنين الشكل القلبي، والاستطالة اللاحقة لمحور الجنين تؤدي إلى الطور الذي يوصف بشكل الطوربيد Torpedo-shaped (شكل 8-1). وفي بعض الأنواع النباتية أو اصناف البستنة، ربما تنمو الأجنة ليس فقط من الزيجوت ولكن أيضاً من



(شكل 8-1) قطاع طولي لأجزاء من بويضات كيس الراعي، مع الأجنة النامية. المعلق (S) والخلية القاعدية الكبيرة (b) واضحة في كل منها. (أ) الطور الكرى للجنين الذي يحتوي على 8 خلايا (e). 300 x. (ب) الطور الكرى الأخير والذي تحدد فيه منشأ البشرة غير الناضجة. 300 x. (ج) مرحلة. الطور القلبي، الذي تتكون فيه فلقتان (c). 150 x. (د) الطور الطوربيد الأخير، والفلقات المنحنية، p، الكامبيوم الأولى. 150 x.

الأجزاء الأخرى للبويضة. والأجنة النووية شائعة في فواكه الموالح، على سبيل المثال، مثل هذه الأجنة تسمى أحياناً عرضية adventive.

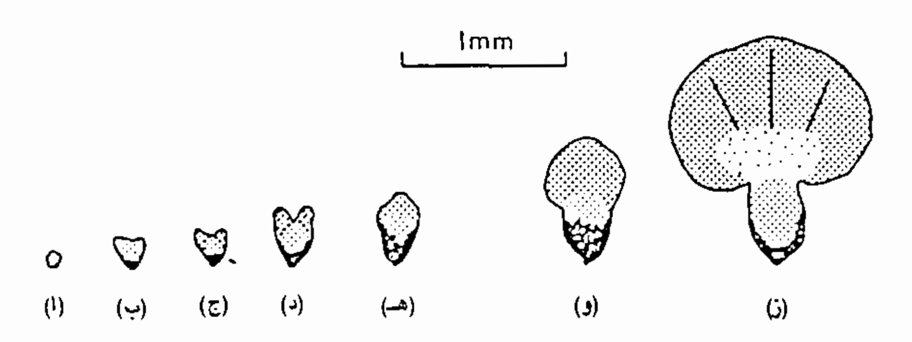
يوجد الكثير من المعلومات على فسيولوجيا ونمو الأجنة الحيوانية، ولكن من الصعب جداً دراسة أجنة النبات المعزولة وتتوافر معلومات أقل في هذا الحقل. وفي إحدى دراسات أجنة القطن باستعمال Cartesian diver microgasometers لقياس تنفس الأجنة في المراحل المختلفة للنمو[181]. وجد أن متوسط كمية الأكسجين في الساعة تزداد في خط مستقيم كوظيفة لحجم الجنين، الذي يستعمل لقياس مراحل النمو بدلاً من العمر، حيث إن معدل النمو يختلف مع الفصل. إذا اعتبر الأكسجين على أساس الخلية، يظهر عالياً في البداية، في الطور الكرى، ولكن ينخفض بسرعة في منتصف مرحلة الشكل ـ القلبي ويستوي بقيمة ثابتة في بداية طور الطوربيد (شكل 2-8). وتوزيع نشاط إنزيم التنفس سكسنيك ديهيدروجينيز، يحدد بكيمياء النسيج،



(شكل 2-8) اخذ الاكسجين في اجنة القطن. متوسط اخذ الاكسجين للجنين الواحد خلال ساعة (الاحداثي الراسي إلى اليسار) ومتوسط اخذ الاكسجين لكل خلية لكل ساعة (الاحداثي الراسي إلى اليمين). اطوار نمو الأجنة، واعداد الخلية، موضحة إلى اعلى.

(From Forman and Jensen,[181] Fig.4, p.767).

ويتزامن مع مساحات النمو النشط والتمايز (شكل 8-3). وفي الجنين الكرى، يتوزع النشاط بالتساوي في الجنين، ولكنه عال نوعاً ما في منطقة المعلق؛ وفيما بعد، يتزامن النشاط مع نمو الفلقات. وفي البداية، نشاط قليل يتزامن مع المرستيم القمي. ولقد تم الحصول على نتائج متشابهة نوعاً ما في الكابسلا Capsella، التي بُحث فيها توزيع حامض الفوسفتيز وسيتوكروم أكسديز وكذلك سكسنيك ديهيدروجينيز [418].



(شكل 8-3) رسم تخطيطي يوضح توزيع النشاط أنزيم سكسنيك ويهيدروجنيز في المراحل المبكرة من النمو (أ) — (ز) لأجنة القطن.

(From Forman and Jensen, [181] Fig.10, p.768).

ولإتمام وصف تركيب كل أجزاء النبات، بوصف تكون الجنين، بانتقاء نباتات من ذوات الفلقتين والفلقة مع الإشارة إلى دراسات على الأنواع الأخرى المناسبة. وتمر بدون القول إن الزيجوت، يمنح مع كل المعلومات الوراثية الضرورية لنمو كل الكائن، والخلية ذات أهمية كبرى. وبوضوح من المهم فهم تركيب الجنين. ويجب الأخذ في الاعتبار أن وصف أنواع قليلة فقط يمكن أن يعطى معلومات قليلة عن تعقيد نمو الجنين في المملكة النباتية ككل. ولقد ساهمت دراسات المجهر الالكتروني الحديثة وكذلك دراسات كيمياء النسيج للأجنة النامية في فهمنا للإخصاب والتشكل الجنيني، وخاصة في المراحل المبكرة، وهذا الاكتشاف سيناقش لاحقاً.

الإخصاب (Fertilization)

وعلى الرغم من أن الحوادث الرئيسية في عملية الإخصاب المزدوج ـ اندماج نواة ذكرية واحدة مع نواة البويضة، والأخرى مع اندماج أو النواة الثانوية ـ معروفة منذ سنوات، إلا أن الكثير من الأسرار ما تزال باقية وتتطلب الحل. ولقد ساهمت الدراسات الحديثة للتشكل الجنيني في القطن، بواسطة Jensen ومساعديه [278 - 283]

كثيراً في بلورة فهمنا للحالات المستخدمة، وبوضوح هناك مجال كبير لدراسات لاحقة.

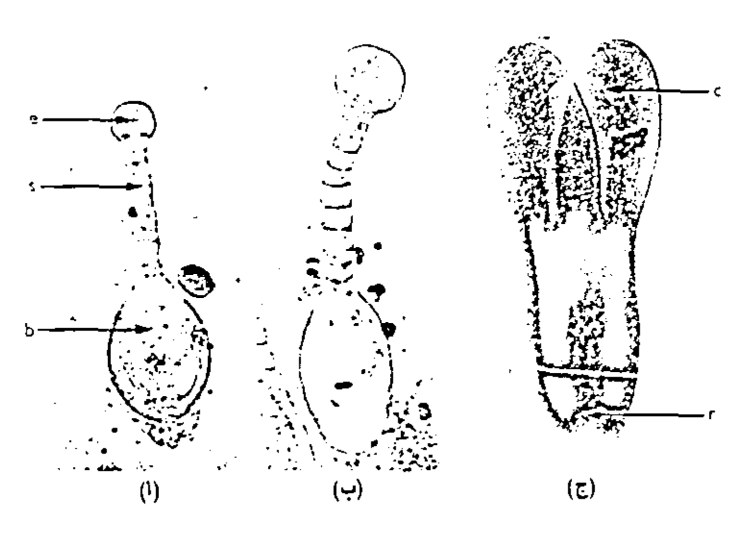
وبعد إنبات حبة اللقاح على ميسم زهرة القطن، تتحرك الخليتان الذكريتان معاً في انبوبة اللقاح؛ وهي غير مفصولة بواسطة سيتوبلازم أنبوبة اللقاح. وهي متميزة، والخلايا المفصولة، تحاط كل واحدة بواسطة غشاء البلازما. وهي خلايا مختزلة كثيراً، وكونها أقل بكثير من إناء للنواة [282]. والتركيب الدقيق للخليتين متشابه، ومع ذلك سوف تقوم بكل الوظائف المختلفة. ولقد اقترح أن الأعضاء الذكرية لكثير من الأنواع النباتية ربما تفتقر إلى البلاستيدات، التي سوف تكون هامة في المادة الوراثية للبلاستيدة. ويحدث الإخصاب بعد 12-24 ساعة من التلقيح.

وقبل أن يصل اللقاح النيوسيلة، يتحلل عمود الخلايا الموجود في النيوسيلة، وتنمو انبوبة اللقاح بين جدر هذه الخلايا، كما نمت بين جدر خلايا نسيج الإرسال في قلم السِّمة. والمحفز الناتج عن تحلل هذه الخلايا النووية يأتي بوضوح، ليس من انبوبة اللقاح، ولكن من الكيس الجنيني أو من النيوسيلة نفسها [280]. وتنمو أنبوبة اللقاح إلى واحدة من اثنين من الخليتين المساعدتين والنواة الذكرية وجزء من السيتوبلازم يدخل الخلية المساعدة. وتدخل النواة الذكرية بعد ذلك البيضة من الخلية المساعدة، وتتحرك خلية البيضة خلال سيتوبلازم وتصبح منبطحة على أحد أطراف نواة البيضة. ليس معروفاً كيف تتحرك الخلية الذكرية؛ والمطلوب دراسات اخرى حول هذه النقطة. وفي نفس الوقت، تصل النواة الذكرية الأخرى إلى النواتين القطبيتين، اللتين تبدأ بالاندماج قبل التلقيح ولكن لا تكتمل العملية. وتتكون النواة الأندوسبرمية الابتدائية الثالثة قبل نواة الزيجوت. ولقد أوضحت اختبارات كيمياء النسيج ان سيتوبلازم الخلية المركزية، يحتوي على نواة قطبية، وعلى كمية عالية من RNA وبروتين. ومن الواضح انها اكثر نشاطاً من خلية البيضة، وهي عالية التحوصل وبها RNA وبروتين اقل [281]. وبعد الإخصاب، تنقسم النواة الإندوسبرمية الابتدائية لتكوّن إندوسبرماً وينمو الزيجوت إلى جنين. وتحتوي البيضة والزيجوت والجنين الفتي للقطن على نوع فريد من الشبكة الإندوسبرمية، التي تحتوي على انابيب [279]. ووظيفتها غير معروفة حتى الآن.

التشكل الجنيني في كيس الراعي (Embryogenesis in capsella)

وجنين كيس الراعي قد درس منذ زمن بواسطة التشكل الجنيني، والتي تكوّن موضوعاً للدراسات الكلاسيكية كما اشار Souèges [489] ودراسة فسيولوجية واسعة بواسطة Rijven [424]. وجاهزة لأغراض التدريس ويمكن مشاهدتها بسهولة في حالتها

الحية وكذلك كقطاعات. وهذا يمكن عمله إما بواسطة توضيح كل البويضات أو حتى الجنين في مراحل مختلفة بتدفئتها في chloralhydrate، ومشاهدة الأجنة خلال الجدر الواضحة للبيضة، أو بوضع البويضات أو المبيض في 5% من KOH لمدة 5 دقائق، ثم وضع غطاء الشريحة بلطف. ويمكن فصل الأجنة المتصلة في المراحل المختلفة من الكيس الجنيني وبهذا يمكن فحصها بواسطة المجهر (شكل 8-4).



(شكل 8-4) الأجنة الكاملة لكيس الراعي، تطرد من البويضات المخصبة. (أ) مرحلة الجنين الثماني (e)، s، المعلق؛ (ب) الخلية القاعدية. x 100 (b) الطور الكرى المتأخر. x 100. (ج) طور الطوربيد، c، فلقة؛ r، جذير. x 28.

ودراسات التركيب الدقيق الممتازة التي أجراها schultz و Jensen [455، 458] قد أضافت الكثير إلى معلوماتنا عن نمو الجنين في كيس الراعي. وفي الكيس الجنيني لكيس الراعي، توجد قبتان مساعدتان لخلية البيضة عند طرف النقير للكيس. ويقترح التركيب الدقيق للخليتين المساعدتين أنهما أيضاً أكثر نشاطاً من خلية البيضة الهامدة نسبياً. ويعتقد أن الخليتين المساعدتين تقومان بامتصاص وانتقال المواد من خلايا أغلفة البويضة إلى خلية البيضة. وفي وقت الإخصاب تدخل أنبوبة اللقاح الكيسي الجنيني خلال جهاز خيطي filiform apparatus، وهو عبارة عن تحور الخلايا المساعدة التي ينتج عنها زيادة إضافية في مساحة سطح غشاء البلازما [455]. وكما في القطن، فإن خلية البيضة عالية التحوصل، وتظهر اختبارات كيمياء النسيج تفاعلاً موجباً واضحاً للبروتين و RNA في سيتوبلازم خلية البيضة؛ وتصطبغ النواة بكثافة وكذلك DNA. توجد البلاستيدات حول نواة البويضة، ويحتشد السيتوبلازم

مـع الريبـوسومـات. وتـوجـد دكيتـوسـومـات قليلـة وكميـة شحيحـة من الشبكـة الإندوبلازمية ولا تحتوي على أنابيب كما في القطن [456]. وبعد الإخصاب ينقص حجم الحويصلة مؤقتاً، ولكن لا ينقص حجم الزيجوت كما يعمـل بالطـريقة الـواضحة في القطن [278]. وتظهر البوليريبوسومات في السيتوبلازم، وتزداد كمية الليبد. ويبدأ نـواة الإندوسبرم الابتدائي في الانقسام قبل الزيجوت [456].

الإستقطاب (Polarity)

يترسخ في الطور المبكر في خلية البويضة. ويتجمع السيتوبلازم عند طرف الكلازا للخلية. وفي الزيجوت، يكون الاستقطاب أوضح وتتكـون حويصلـة كبيرة عنـد طرف الخلية (انظر الجزء الأول [127]، شكل 3-1 أ). والانقسام الأول للزيجوت عرضـا، أي بـزاوية قـائمة عـلى محور استقطـاب الخلية، وغـير متساو، ينتـج عنه تكـوين خلية صغرى قمية وخلية كبرى قاعدية. وفي البداية، تشير صبغ كيمياء النسيج إلى تركيز عالٍ من البروتين وأحماض نووية في الخلية القاعدية، ولكن نجد أن الحالة معكوسة بعد الانقسام اللاحق للخلية القاعدية [456]. وكلتا الخليتين تحتويان على مجمـوعة من أجسام الليبيدات والكثير من الحويصـلات الصغيرة (شكـل 8-5). وتتوسـع الخلية



(شكل 8-5) صورة مجهر المسح الالكتروني للجنين المتكون من خليتين لكيس الراعي. خلية طرفية (tc) ونهاية الفلازا للخلية القاعدية (bc) موضحـة. أجسام الليبـد (1) وحويصـلات صغيرة (v) مـوجودة في كلتـا الخليتين. x 18,450.

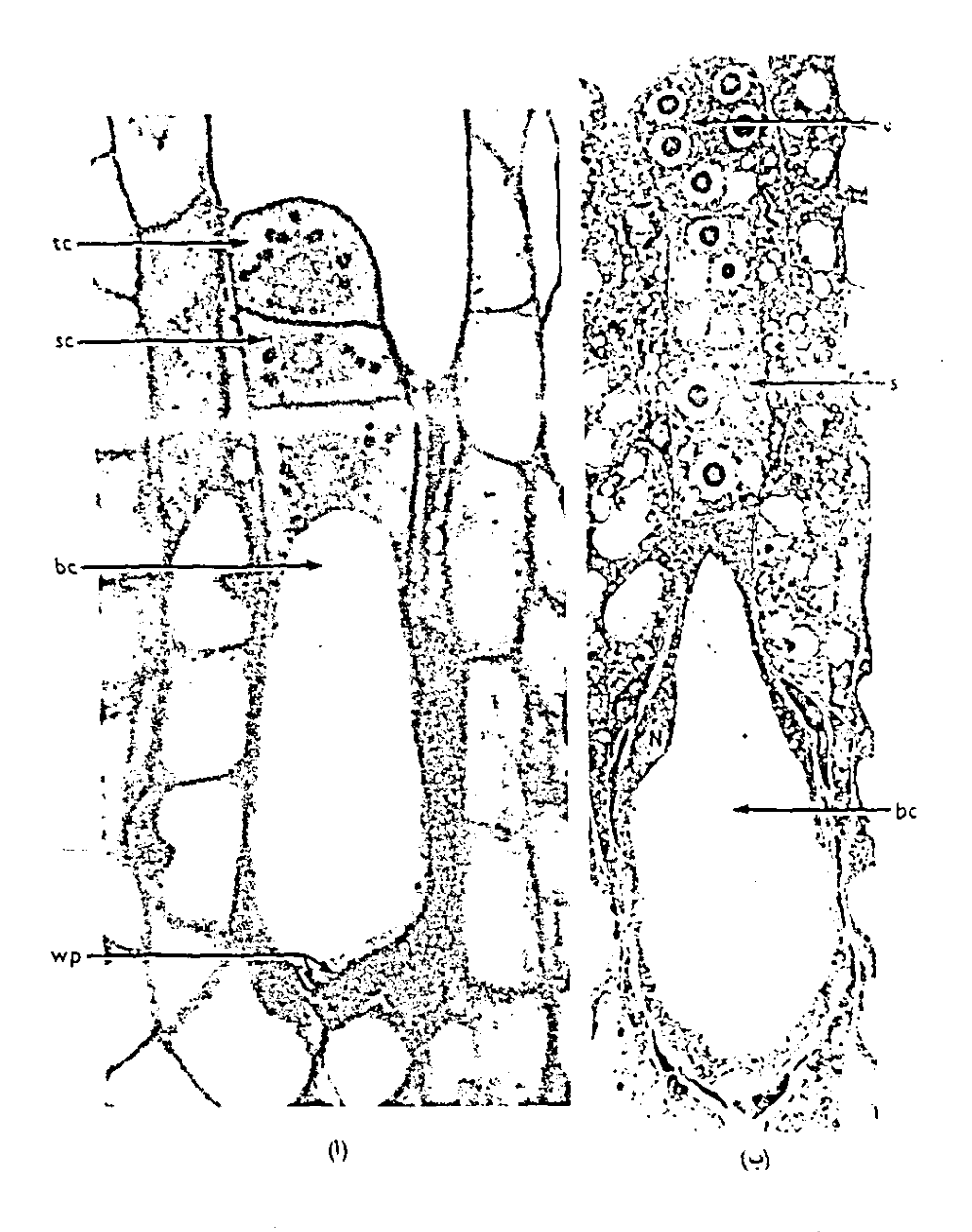
(From Schulz and Jensen, [456], Fig.13, p.815).

القاعدية إلى أن ينحصر السيتوبلازم إلى المساحة المحيطية. وعند طرف التغير للخلية القاعدية، تبرز نموات الجدار نحو الداخل إلى تجويف الخلية (شكل 8-6 أ)؛ وتزداد هذه في الحجم والعدد أثناء نمو الجنين. ويتزامن نشاط الدكتيوسوم معها. ويتبع غشاء البلازما حدود البروزات، مما ينتج عنه زيادة مساحة السطح [456]. وبوضوح، فإن هذه البروزات تشبه تلك البروزات التي تحدث في «خلايا النقل» التي سبقت مناقشتها في فصل 5 بالنسبة إلى العروق الإضافية للورقة. وستدرس أهميتها فيما بعد.

تنقسم الخلية القاعدية عرضياً لتعطي جنيناً يتكون من ثلاث خلايا، والخلية الثالثة يطلق عليها خلية المعلق (شكل 8-6 أ). وتنقسم الخلية القمية عرضياً فيما بعد. وتنقسم الخلايا القاعدية وخلايا المعلق تدريجياً لتعطي المعلق Suspensor من 10 خلايا، وتنقسم الخلايا القمية لتعطي 4 و 8 و 16 و 32 خلية من مراحل الجنين. ويترسخ منشأ البشرة عند الطور 16 خلية. وأخيراً يكوِّن الجنين الكرى منشأ الفلقتين (المرحلة التي تشبه القلب)، وتعطي استطالة الجنين مرحلة الطوربيد. وأخيراً يصبح الجنين منحنى التركيب، الذي يسمى في بعض الأحيان مرحلة عصا ـ المشي. والبعض من نمو هذه المراحل موضح في الأشكال 8-1 و 8-4. وعلى وشك نمو الطور الكرى، تحدث خطوط التشقق بانتظام كبير. ويعتقد بعض البحاث القدامى أن الانقسامات تحدث دائماً وبانتظام في الأجنة، ولكن هذا الاتجاه أعطى أهمية قليلة فيما بعد [553]. وبالطبع نجد في القطن أن الانقسامات غالباً ما تكون عشوائية [278].

وفي أطوار نمو الجنين التي تحتوي على 16 و 32 خلية، تتكشف تركيزات عالية من البروتين والأحماض النووية، ولكن لا توجد فروق واضحة لكيمياء النسيج أو التركيب الدقيق بين مكونات الخلايا والجنين، حتى ولو أن بعض من هذه المكونات الآن تكون البروتوبلازم [457]. وكثافة الريبوسومات كثيرة في خلايا الجنين مقارنة بخلايا المعلق، في مراحله الثمانية خلايا (الأشكال 8-6 ب و 8-7 و 8-8) وفيما بعد. والخلية الأبعد للمعلق، تسمى الغدّة النخامية hypophyseb، تنقسم وتنتج خليتها البنوية الأقرب من الجنين وفيما بعد تساهم في قمة الجذر وقلنسوة جذر الجنين. ومن ناحية أخرى، نجد أن كيمياء النسيج والتركيب الدقيق يتشابهان وخلايا المعلق (شكل -9).

يترسخ مركزان من النمو في الجنين الكرى للفلقتين، وينتج عن الانقسام الخلوي المتمركز نمو منشأ كلتا الفلقتين (شكل 8-1 حـ). وفي مرحلة الشكل القلبي لكيس

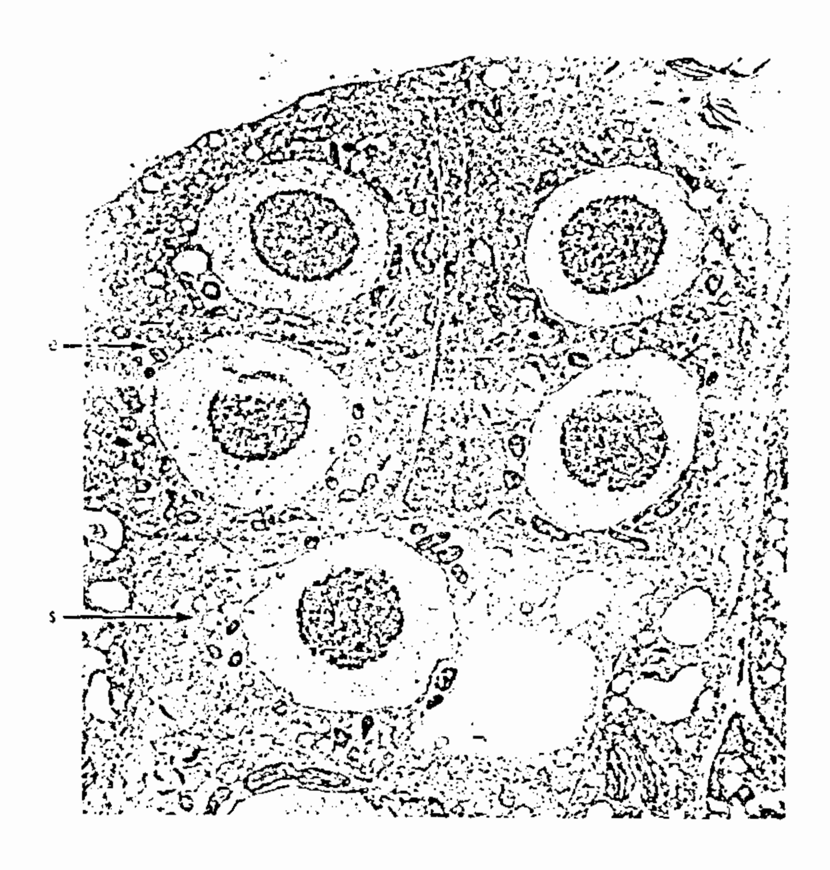


(شكل 8-6) قطاع طولي للأجنة الفتية لكيس الراعي. (ا) جنين بثلاث خلايا، بخلية طرفية (tc)، خلية المعلق (sc) والخلية القاعدية (bc). تحيط حبوب النشا بالأنوية. توجد (wp) جدار الحماية عند طرف النقير للخلية القاعدية. x 1620.

(From Schulz and Jensen, [456], Fig.6, p.809).

(ب) جنين الثمانية خلايا (e)، مع المعلق (s) والخلية القاعدية (bc). نواة (N) الخلية القاعدية في السيتوبلازم المحيطي. x 975.

(From Schulz and Jensen, [458], Fig.1, p.140).



(شكل 8-7) قطاع رقيق في جنين الثمانية خلايا (e) لكيس الراعي والخلايا العليا للمعلق (s). خلايا الجنين اقل تحوصلاً وبها كثافة كبيرة من الريبوسومات من خلايا المعلق. 4810 x.
(From Schulz and Jensen, [458], Fig.5, p.381).

الراعي، تحمل الخلايا بكثافة بالريبوسومات (شكل 8-9). ويصطبغ أيضاً كل الجنين بشدة للبروتين والأحماض النووية [458].

وفي الوقت نفسه تحدث ايضاً تغيرات مختلفة في خلايا المعلق. وتصل الروابط البلازمية إلى الجنين، والمعلق والخلايا القاعدية. ويوجد 10 خلايا من المعلق، تظهر أصباغ كيمياء النسيج تركيزاً منخفضاً من البروتين والأحماض الأمينية، وتتناقص ايضاً كثافة الريبوسومات. وعند بلوغ الجنين مرحلة الشكل ـ القلبي، يبدأ تحلل السيتوبلازم. وفيما بعد، يتحطم المعلق بواسطة نمو الجنين [458].

وفي مرحلة الشكل ـ القلبي يزداد عدد الروابط البلازمية في طرف جدر خلايا



(شكل 8-8) منطقة جنين الثمانية خلايـا (e) لكيس الراعي يتصـل بالمعلق مـوضحـاً الفـروق في كثافـة الريبوسوم بين خلايا المنطقتين. 14,700 x.

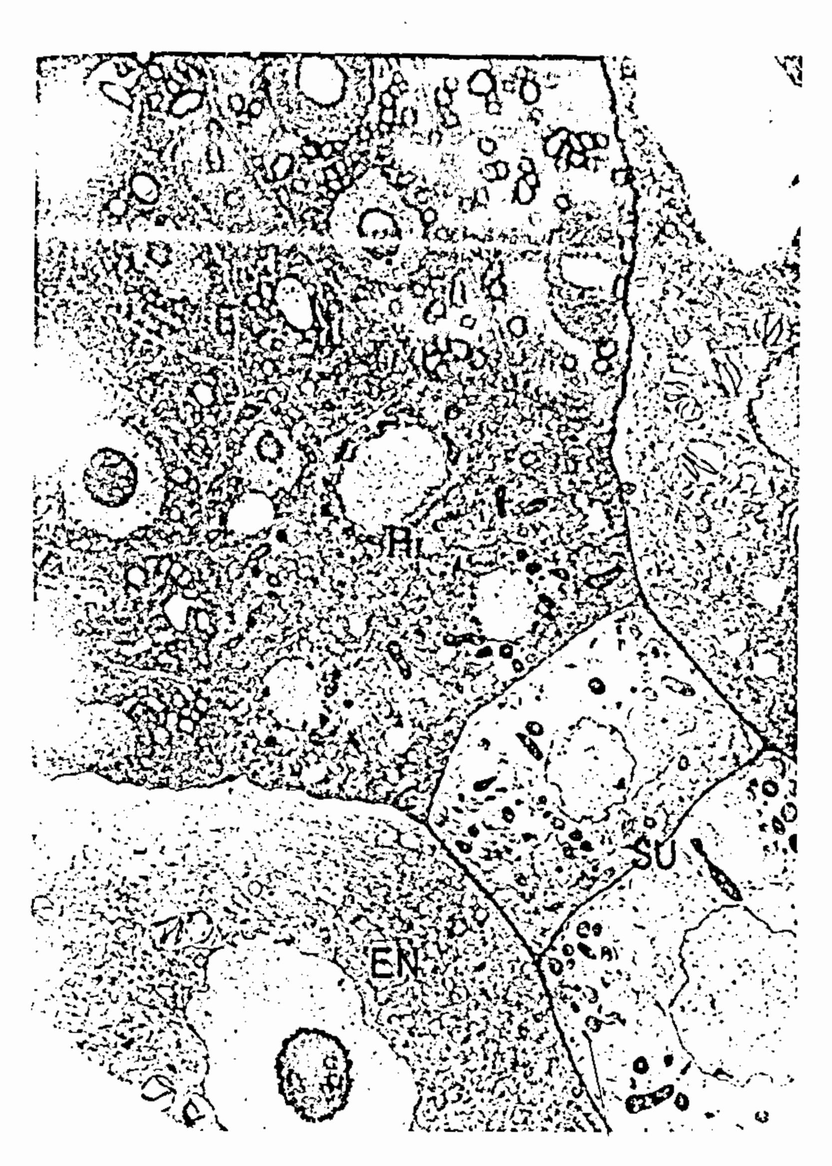
(From Schultz and Jensen, [457] Fid.7, p.383).

المعلق. وتبقى ريبوسومات قليلة نسبياً في السيتوبلازم. وتنمو الجدر الجانبية مكونـة بروزات تبرز إلى خلايا الإندوسبرم (شكل 8-10).

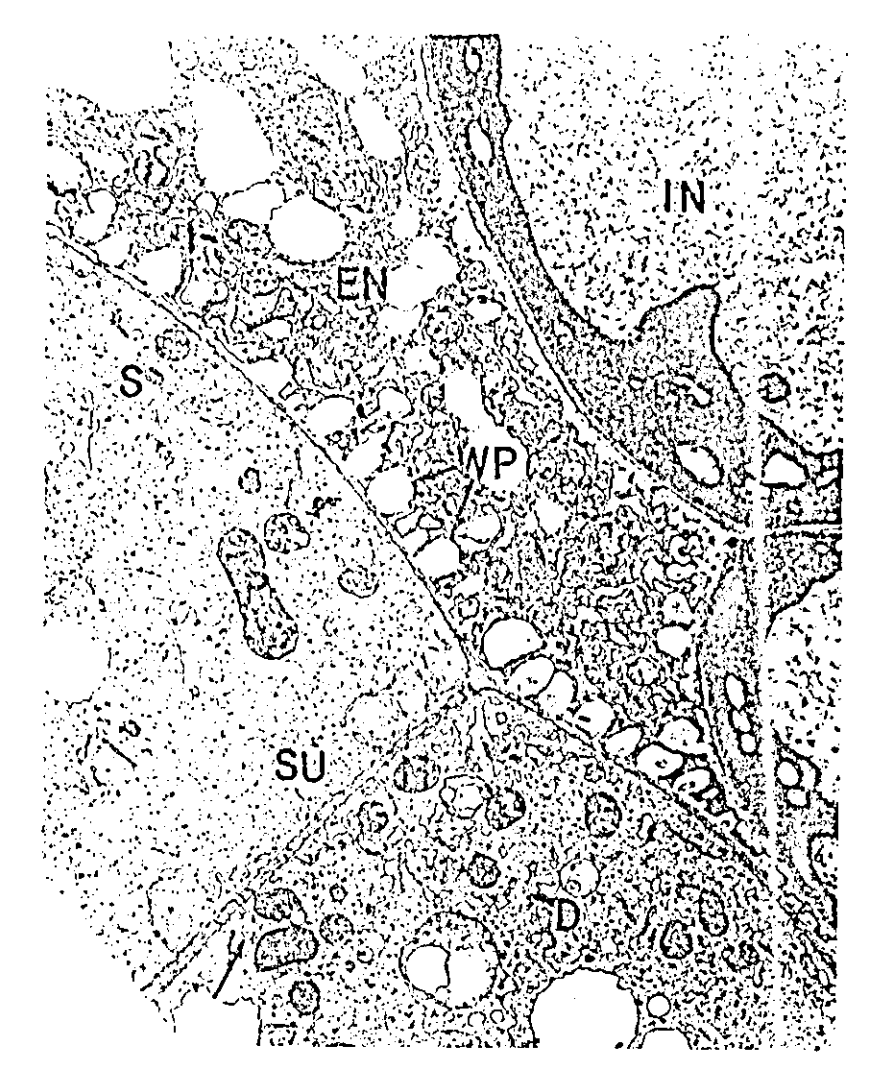
وبـروزات الجدار في طـرف النقير للخليـة القاعـدية تتـوسع أيضـاً أثناء النمـو. ويصاحب ذلك زيادة في بروتين الخلية [458].

وأثناء النمو المتـأخر للفلقـات ومنطقة السـويقة تحت الفلقيـة للجنين تستطيـل، بواسطة الانقسـامات المتجهـة عرضيـاً، وقمم الجذر والغصن، وتـداخل الكـامبيوم الأولي يصبح منتظماً (شكـل 8-1 د). وكلما تـوسع الجنـين، ينحني ليلف نفسه إلى شكل الكيس الجنيني.

تحتفظ خلايا المعلق بالقدرة على النمو. وفي التجارب التي قتلت فيه الأجنة المنتقاة لنبات Eranthis hiemalis، تقوم خلايا المعلق الحية بتجديد جنين جديد وبهذه الطريقة يتكون أكثر من جنين عرضي[232] .



(شكل 8-9) جزء من الجنين القلبي الشكل لكيس الراعي يوضح الفروق في التركيب والكثافة بين الجنين (e)، المعلق (su) والمنطقة الافتراضية (h). والإندوسبرم الجيد النمو (en) موجود. x 2990.
(From Schulz and Jensen, [457], Fig.14, p.389).



(**شكل 10-8**) جزء من المعلق (su)، إندوسبرم (en) الغلاف الداخلي لبويضة (in) كيس الراعي في الطور القلبي ـ الشكل للجنين النامي. البروزات موجودة على السطح الخارجي للجدر الجانبية لخلايا المعلق. العضيات مثل الدكتيوسومات (d)، الميتوكوندريا (m) السفيروسومات (s)، البلاستيدات (p) والأجسام العديدة الحويصلات (المعلم بالسهم) ما زالت موجودة في سيتوبلازم خلايا المعلق ولكن تناقصت كثافة الريبوسومات. 6860 x.

(From Schulz and Jensen, [458] Fig.8, p.147).

والاعتقاد السابق هو أن المعلق يعمل فقط على دفع الجنين التام، إلى نسيج الإندوسبرم المغذى، إلا أن الاعتقاد السائد حديثاً هو أن المعلق يقوم بوظيفة

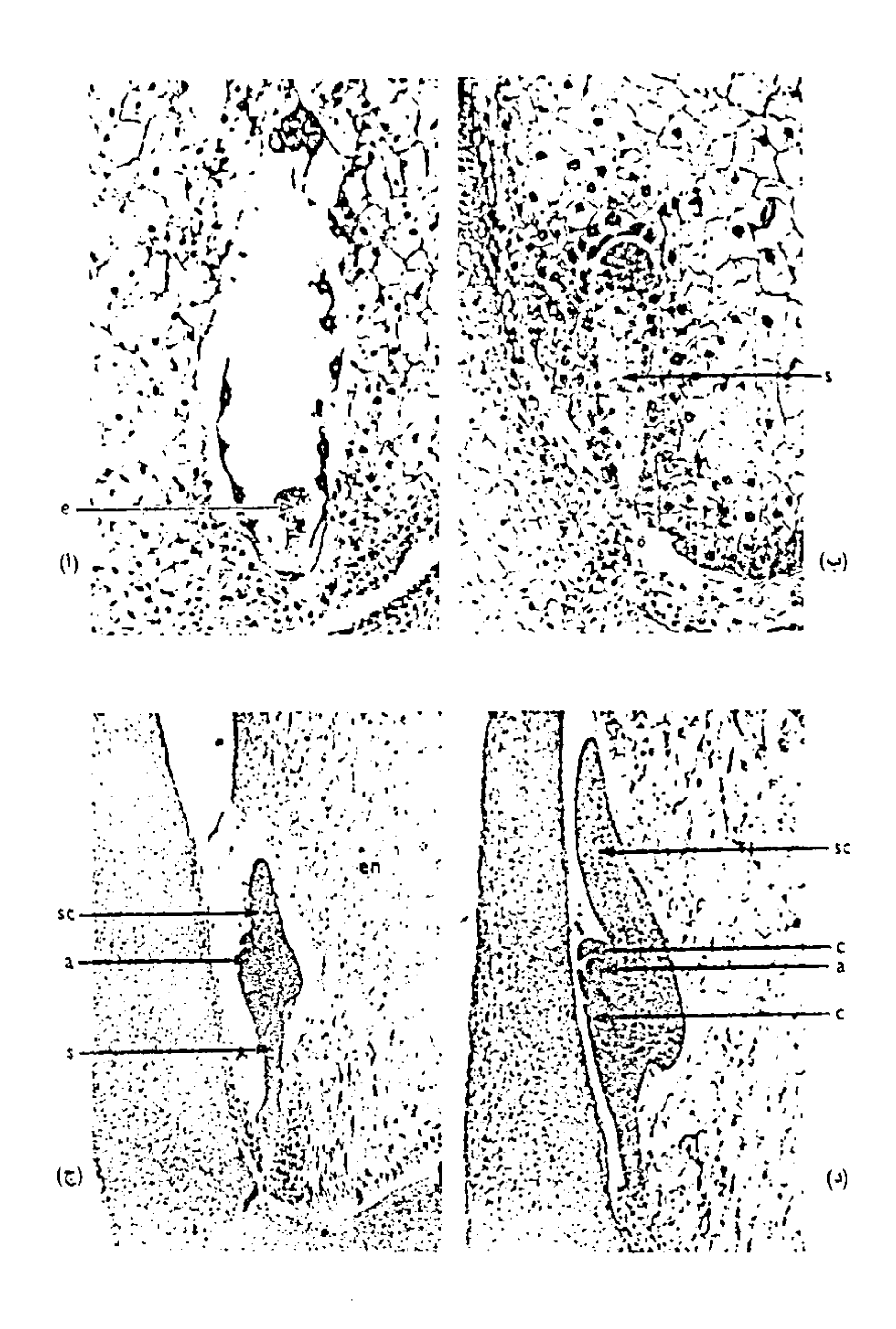
الامتصـاص [553]. وأدلـة التـركيب الـدقيق تؤيـد فكـرة أن كـلاً من المعلق والخليـة القاعدية يقوم بنشاط بوظيفة الامتصاص وانتقال المغذيـات من الإندوسبـرم وأغلفة الثمرة. وبروزات الجدار، التي تحتوي عـلى ميتوكـوندريـا عديـدة تتزامن معهـا، في زيادة سطح الامتصاص [458]. وفي جنين النجمية، أيضاً، يتضـح أن المعلق يطور المواد البروتينية التي تبتلع الجنين أثناء فترة النمو السريع [416]. ونمو الجدار للخـارج ونمو الجدار للداخل في كيس الراعي تحمل تشابهاً مدهشاً لتلك الخلايا التي سبق شرحها «لخـلايا النقـل» في الأجزاء المختلفـة للنبات (انظـر ص 1 8) [394]. ويعتقد أن هـذه الخلايا أداة بواسطتها نجد أن الزيادة في السطح إلى حجم معـدل خلايـا برنشيمـة البروتوبلاست يمكن أن تزيد من فعاليتها في نقل المحاليل. ومن هذه الناحيـة، سوف يتخصص المعلق في آلية النقل للجنين، وبروزات الجدار تزيد من فعاليـة الامتصاص من الإندوسبرم والأنسجة المغذية الأخرى، والعدد الكبير للروابط البلازمية في الجدر المستعرضة يساهم في المرور الحر للمواد عبر المعلق إلى الجنين.

التجـارب التي زودت فيها أجنـة كيس الراعي بـالتايميـدين ـ ^{3}H واليـوريـدين أوضحت أن النيـوكلوسيـدات لم تؤخذ بـواسطـة الأجنـة الكـريـة، إلا إذا أضيف المانيتول، مما يقترح بأن هذه الإضافة تؤدي إلى التغير في النفاذية. وبتكوين مـرحلة الشكل القلبي يمكن أن يتحد الجنين مع النظائر المشعة [407] معاً مـع الأدلة المتعلقـة بوظائف الامتصاص للمعلق، مما يقترح بأن فشل معظم الأجنة على النمو في المزرعة المعقمة إذا أزيلت من الكيس الجنيني قبل مرحلة الشكل ـ القلبي ربما لا يرجع إلى النقص في مـواد الأيض الضرورية من جهـة الافتقار إلى آليـة فعالـة لامتصاصهـا. والدراسات اللاحقة في هذه المجالات ربما تكون هامة.

التشكل الجنيني في الذرة (Embryogenesis in zea)

التشكل الجنيني في معظم ذوات الفلقة الواحدة مشابه للتشكل الجنيني في ذوات الفلقتين لغاية تكوين الشكل الصولجاني أو الطور الكرى. وباستهـلاك الفلقات يتلـو النمو المميز، جنين الأعشاب النجيلية وهو معقد جداً، وتحتوي على تـركيبات عـديدة وتماثلها مشكوك فيه (انظر Brown [68]، و Wardlaw [553]). وأهمية النجيليـات إلى حد أن التشكل الجنيني في الذرة قد درس هنا باختصار.

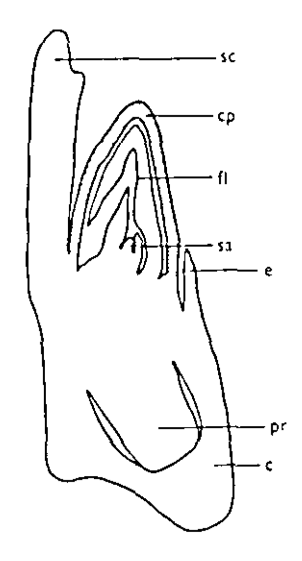
يصبح الحز واضحـاً في إحدى جـوانب الجنيني الصولجـاني ـ الشكل تقـريباً، والنمـو إلى الخارج يتكـون مبـاشرة فـوق هـذا؛ وتتكـون منشـأ غمـد البـرعم الأولي Coleoptile (شكـل 8-11). ويصبح النسيـج الذي يـوجد مبـاشرة تحت الحز قمـة



(شكل 8-11) نمو اجنة الذرة. (أ) و (ب) أجنة تشبه ـ المضرب. x 300. (ج) و (د) قمة السويقة فوق ـ الفلقية (a) حدوث في (د) كلا الغمدين (c) والورقة الاولى موجودة. x 45. e، الجنين؛ en، إندوسبرم؛ s، المعلق؛ sc، القصعة.

الغصن. وتحاط هذه القمة تدريجياً بواسطة غلاف غمد البرعم الأولي، وهنا تعتبر الورقة الأولى. وينمو الجزء العلوي للجنين بسرعة مكونة القصعة Scutellum، والتي تعتبر كفلقات. ويمكن اعتبار الجذر الابتدائي أنه يتمايز داخلياً، والنسيج الموجود خارجه يعتبر غلاف الجذر أو mescotyl وينمو بين نقاط اتصال القصعة وغمد البرعم الأولي ومراحل التشكل الجنيني للذرة موضحة في شكل 8-11 والقمح 8-12.

والبشرة الخارجية (شكل 8-12) فسرت بطرق مختلفة، ثم قدم كفلقات أو جزء من واحدة[68].



(شكل 8-12) جنين كامل النمو لنبات القمح. c، الكوليورايزا coleorhiza؛ cp، الغمد؛ e، الطبقة الخارجية؛ fl، الورقة الخضرية؛ pr، الجذر الابتدائي، sa، قمة الغصن؛ sc، القصعة.
(From Brown, [68] Fig.1, p.219).

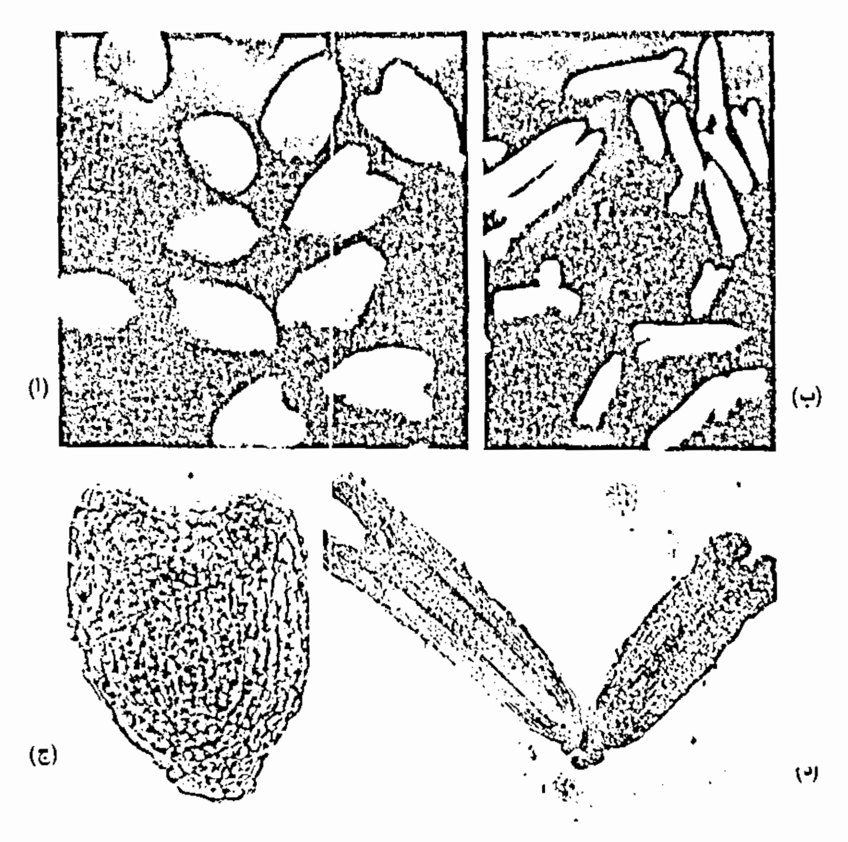
وتظهر الفلقة الواحدة في بعض الأحيان في ذوات الفلقة الواحدة طرفية، والمرستيم القمي جانبياً. والأدلة من ذوات الفلقتين التي تكون فلقة واحدة تؤيد فكرة أن الفلقة عبارة عن تركيب جانبي. ولقد اقترح حديثاً أن العديد من أنواع نباتات الفلقة الواحدة لنبات Dioscorea تحتوي على فلقتين، تقوم إحداهما بوظيفة الامتصاص وتبقى في الإندوسبرم، بينما تظهر الأخرى لتقوم بوظيفة الورقة[327].

ولقد استعمل غمد البرعم الأولي بكثرة في دراسات الأكسين، ولا زال يستعمل في أحد اختبارات نشاط الأكسين[330]. وقد استطاع العديد من البحاث نقل الأجنة من

إحدى النباتات النجيلية إلى إندوسبرم من نوع آخر. ويمكن التوصل إلى نمو جيد في بعض حالات النقل. وبالطبع، يتضح أن الإندوسبرم يمكن أن يكون له تأثير هام على الأيض اللاحق للأجنة. وناقش Wardlaw هذه الدراسة ثانية [561].

الجنيني (Embryoids)

تكوين التركيبات التي تشبه ـ الجنين، أو أشباه الجنين، في مزرعة الخلايا المفردة أو من المجاميع الصغيرة للحاء جذر الجزر أو اجنة الجزر أو قطع من العنق قد سبقت دراسته في فصل 2 من الجزء الأول [127]، كما نوقش بالتفصيل في الكتاب الذي ألفه Street و Dpik [497] والذي يتبع لهذه السلسلة. والبعض من هذه التركيبات مذهل في تشابهه للأجنة العادية (شكل 13-8). ولقد تساءل Haccius [233]



(شكل 13-8) اجنة الجزر البري. (ا) مرحلة النمو القلبي. x 60. (ب) الأجنة المسنة. x 27. (ج) المرحلة القلبية المبكرة في القطاع الطولي x 280. (د) جنينان مسنان اتصلا بواسطة معلق عام (s). x 55.
(From Halperin, [236], Figs.8, 9. 21 and 35, pp.445, 448 and 449).

عمّا إذا كانت أشباه الجنين تمتلك معلقا، واستنتج أن المعلق لا يمكن تحديده على انفراد وربما يعتبر كأجنة عرضية، بدون تطابق كامل مع الأجنة الزيجوتية. ولقد برهن Haplerin [236] أن المناطق التي تشبه المعلق في جنيني الجزر (شكل 8-13 د). تخزن في بعض الأحيان النشا وأيضاً في المنطقة التي تتحد فيها الجنيني. ولو انه ربما تفي بوظيفة المعلقات، وبالتأكيد هي غير متطابقة مع معلقات الأجنة الزيجوتية. دراسات المجهر الالكتروني لأشباه أجنة الجزر أوضحت مناطق أشباه المعلق العالية التحوصل من التركيبات التي تشبه الجنين الأولي عند الطرف الآخر من الجنيني، في أشباه الأجنة الفتية (شكل 8-14) [237]. ويتضح أن الاستقطاب يحدث في هذه التركيبات من الطور المبكر للنمو.

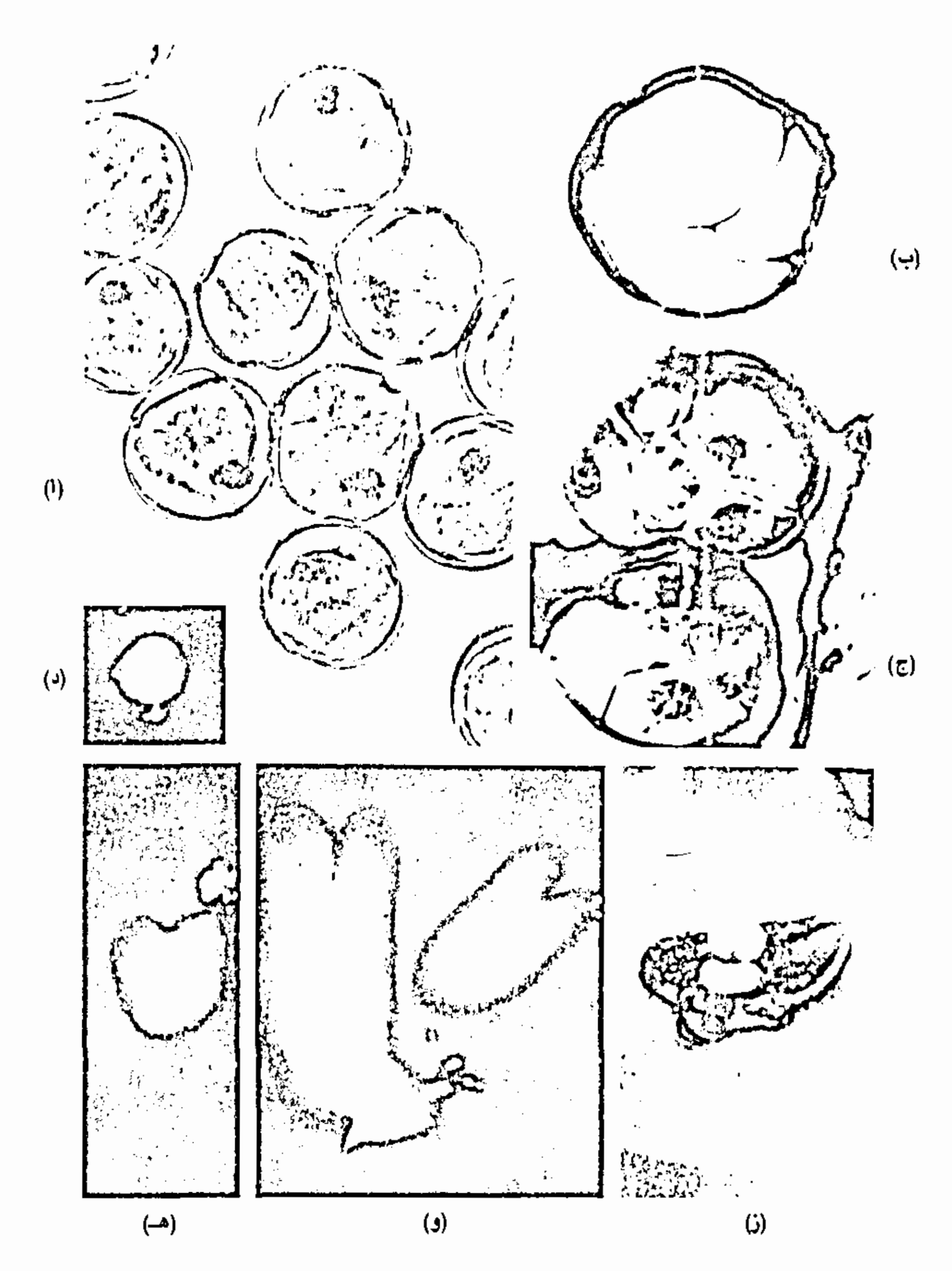


(شكل 8-14) تركيب الخلايا الاربعة يشبه الجنين الأولي من المعلق الغربالي لخلايا الجزر البري. توجد خلية - تشبه المعلق وبها حوصلة كبيرة و 3 خارجية، وخلايا مرستيمية كثيرة. x 6820.

(From Halperin and Jensen, [237], Fig.19, p.440 copyright Academic Press).

ولقد تم الحصول على النموات التي تشبه ـ الجنين التي من هذا النوع في الكثير من الأنواع النباتية المختلفة والأنسجة الجسدية (انظر Wardlaw [559، 561]). وتتكون أشباه الأجنة من أعناق زهرة الحوذان حتى من البشرة التي لا زالت متصلة بالنبات [316]. وحديثاً جداً، تم الحصول على أشباه الجذور من لقاح الداتورة [222، 223] والدخان [383]. وفي الدخان يمكن بسهولة الحصول على الكثير من أشباه الأجنة، إذا زرعت متوك الأزهار المأخوذة في مرحلة مناسبة في وسط يحتوي على السكروز. وحبوب اللقاح يجب أن تكون وحيدة النواة وخالية من النشا. وتمر أشباه ـ الأجنة خلال مراحل النمو الكرية والقلبية الشكل ومراحل الطوربيد (شكل 8-15) وأخيراً تكون نباتاً عادياً وبه أزهار، لا تكون بذرة. وأشباه جذور اللقاح هامة لأنها تكونت من خلايا أحادية الصبغيات، هي نفسها أحادية الصبغيات، وتعطي نباتات أحادية الصبغيات. وبناء على ذلك تعتبر هذه التقنية ذات قيمة هامة لمربي النبات.

ودراسات أشباه الجذور مهمة لأنها تشير إلى أن الخلية المفردة من أي مصدر كانت، سواء كانت أحادية أم ثنائية الصبغيات، كثيراً ما تتبع منهجاً للنمو مشابهاً لما يحدث في زيجوت مغطاة البذور. وليس كل الخلايا المعزولة تنمو بهذه الطريقة، وأخص بالذكر تلك التي تتكون من النسيج الوسطي، التي نوقشت في فصل 5 [294، 295]. وليس من الصعب تفسير تكوين الكرة الدائرية للخلايا من خلية واحدة، ولكن ترسيخ الاستقطاب، يؤدي إلى تمايز قمم الجذر والغصن، وتكوين «الفلقتين» بهذا التنظيم من الصعب فهمه في الخلايا النامية بحرية في وسط المزرعة. والدراسات التجريبية التالية لأشباه ـ الأجنة المحفزة سوف تساهم في فهمنا للعوامل المستخدمة في التشكل الجنيني العادي.



(شكل 8-15) الاجنة في الدخان. (ا) حبوب اللقاح عند وقت المزرعة، صبغت بواسطة تقنية Feulgen. x 1500. (ب) حبة لقاح في متك المزرعة يوضح 3 خلايا داخل الجدار الداخلي. x 920. (ج) الاجنة الفتية في متك المزروع x 920. (د) الطور الكرى. 135. (هـ) المرحلة القلبية ـ الشكل للجنين ـ النامي. x 135. (و) مرحلة الطوربيد. x 135. (ز) ظهور النبات من متك المزروع. لاحظ الفلقتين. x 5.

(by courtesy of DR. J. P. Nitsch, (a) - (c) from Witsch [388] a Figs.5-7, p.396; (e) and (f).

ملحـــق
(Appendix)

تجارب الفصل

كيفت التجارب اللاحقة للاستعمال في الفصل. والتعليمات* التفصيلية تتبع.

التحكم في نشاط الكامبيوم في السوق الخشبية

الهدف من هذه التجربة هو محاكاة تأثيرات البراعم النـامية بنشـاط على نشـاط الكامبيوم الوعائي وتمايز نـواتجه بتـزويدهـا بهرمـونات النمـو المختلفة عـلى انفراد ومتحـدة. وتضاف الهـرمونـات في عجينة الـلانولـين للعقل الخشبيـة الخاليـة من البراعم.

لتحضير عجينة اللانولين، زن كمية من اللانولين اللامائي (وفي هذا المثـال، حوالى 60 جرام) في مخيار سبق وزنه. اصهر الـلانولـين لمدة ليلـة في فرن درجـة حرارتـه حوالى 60 درجة مئوية. أضف الماء إلى اللانـولين الأصفـر ليصل وزنـه 100 جرام، وامزجه بقوة. يتحول اللانولـين إلى أبيض. ثم اتركـه ليلة كـاملة تحت درجـة حرارة الغرفة، وفي اليوم اللاحق؛ أمزج الماء الذي لم يمتزج مع الخليط. ذوب كمية مناسبة من بلورات الهرمـون في كمية صغـيرة من الكحول المطلق ثم أضف هـذه الكمية إلى

(*) اقـدم شكري للبـروفسور P.W.Waring لبعض التفـاصيل التي تتعلق بتجـربة الســوق الخشبيـة، التي وضعت على دراسة منشورة بواسطته ومساعديه [566، 568] كما اقترحت بعض التحويرات الإضافية.

اللانولين اللامائي الدافىء. حركه بشدة لتتأكد من التوزيع المتجانس للهرمون. ولعمل كنترول عجينة اللانولين، تضاف إلى كمية مشابهة من الكحول المطلق، بدون الهرمون، إلى اللانولين اللامائي.

والعقل الخشبية للقيقب أو المران أو الحور مواد مناسبة؛ ونتائج الحور جيدة. وهذه العقل يجب أن تكون في حالة غير ساكنة، أي، غير ساكنة تماماً، ولكن تم الحصول عليها قبل تفتح البراعم. والعقل الساقية يجب أن تكون أغصاناً نشطة النمو وعمرها سنة واحدة، والتي قد نمت حوالى 30-50 سم في السنة السابقة، ويجب أن يصل قطرها إلى حوالى 0.7-1.0 سم. وإذا كان ضرورياً، فيمكن أن تخزن في حجرة باردة (درجة حرارتها 5 درجات مئوية) لفترة قبل استعمالها.

يجب أن يكون طول العقل 15 سم (متجنباً الأجزاء النحيلة الموجودة على قمم العقلة) مع إزالة كل البراعم الجانبية. وأثناء فترة التجربة ربما يكون من الضروري إزالة البراعم الصغيرة الإضافية التي أهملت أو أن قطعها غير مناسب. ضع العقل في وعاء به ماء ثم أضف مستحضرات عجينة اللانولين إلى الطرف العلوي (القمة) المقطوع لكل عقله. حيث إن تكوين الجذور من آن إلى آخر يحدث قريباً من قاعدة العقل المعاملة بالهرمون أثناء فترة التجربة مما يقترح بأن المواد ربما تتحرك إلى أسفل من العقلة ثم إلى الماء، ومن المهم ان العقل التي تعطي معاملات مختلفة يجب أن توضع في وعاءٍ منفصل.

أجرِ أربع معاملات على عقل نفس النوع كما يلي:

1 ـ لانولين فقط (الكنترول).

2 ـ 500 جزء من المليلوم من أ ح خ في عجينة اللانولين.

3 ـ 500 جزء من المليلوم من ج أ$_3$ في عجينة اللانولين.

4 ـ خليط من أ ح خ وج أ$_3$ في عجينة اللانولين كلاهما بتركيز 500 جزء من المليون.

أضف عجينة اللانولين بسخاء في طرف القمة الحديثة القطع لكل قطعة، تأكد بأن الجزء المقطوع مغطى تماماً. ضع كمية جديدة كل 3-4 ايام مع إزالة طبقة رقيقة تحت الطبقة السابقة قبل الإضافة الجديدة. ويمكن إزالة اللانولين القديم بقطعه من الشاش النظيف على فترات من 2 و 5 أيام بين الإضافات أيضاً كافية، ولكن يجب أن تضاف كمية جديدة مرتين كل أسبوع بجدول محدد. ويجب أن تحفظ

مستحضرات اللانولين في مبرد، ويجب إخراجه من الثلاجة بساعة أو ساعتين قبل الاستعمال. مع ترقيم كل عقلة بطريقة مناسبة.

والطريقة المناسبة لإزالة الشرائح من الأطراف المقطوعة للعقل مع وضع العقل أفقياً على منضدة المعمل مع وضع قواعد العقل على بعد بوصات قليلة خارج المنضدة. ضع السكين الحاد قريباً من الجزء المراد قطعه وأمسكه باليد اليمنى (إذا كنت تستعمل يدك اليمنى)؛ وفي نفس الوقت امسك العقلة بيدك اليسرى ثم حركها. هذه الطريقة مفيدة وخاصة عندما يراد قطع عقلة طويلة، على سبيل المثال، عند بداية التجربة.

وبعد 3 أسابيع، يجب أن تقطع قطاعات عرضية على مسافة تصل إلى حوالى 1 سم أو أقل بقليل من المنطقة المعاملة لكل العقلة. يمكن قطع القطاعات بسهولة بسكين أو شفرة حادة، أو على الميكروتوم المنزلق. ويمكن الحصول على صبغ مختلفة وجيدة بوضع القطاعات لمدة دقائق قليلة من محلول أزرق التولويدين Toludine blue [390]، ثم تغسل بالماء أو جلسرين مخفف. وتصبغ هذه المادة العناصر الملجننة للخشب الثانوي بلون أزرق ـ مخضر، واللحاء والكامبيوم ومنطقة الكامبيوم غير المتمايزة بلون أرجواني.

التحكم في نشاط الكامبيوم الوعائي في السوق العشبية

إن نباتات الفاصوليا التي يصل عمرها إلى 14 يوماً (يعتمد على ظروف النمو) تعتبر مادة مناسبة. اقطع قمة النبات فوق السلمية المناسبة (من المحتمل العلوية التي أصبحت ممتدة). اقطع قطاعات عرضية لهذه السلميات ثم اصبغها بأزرق التولويدين [390]. إفحص وجود الكامبيوم الوعائي والأنسجة الوعائية الثانوية. يجب أن تكون السلميات المراد معاملتها خالية من التمايز الثانوي للأنسجة. وفي اليوم الرابع عشر من عمر النباتات تعتبر السلمية الموجودة تحت الورقة الأولى الثلاثية الوريقات مناسبة (شكل 4-8 أ).

وبعد انتقاء السلمية المراد معاملتها، اقطع رأس النبات فوق هذه السلمية. أترك بعض النباتات متصلة ككنترول. ضع الكبسولات المرقمة* أو مختلفة الألوان تحتوي على المحاليل المختلفة المطلوب وضعها على النباتات المقطوعة الرأس:

(*) تستعمل هذه الكبسولات البلاستيكية لطمر مادة المجهر الالكتروني. وهي مناسبة لهذا العمل حيث يمكن أن توضع عليها بقع ملونة للتمييز بين المعاملات المختلفة مع ترك الغطاء مفتوحاً بعد الإضافة.



Further Reading

CARLQUIST, S. (1961). *Comparative Plant Anatomy*. Holt, Rinehart and Winston, New York.

CLOWES, F. A. L. (1961). *Apical Meristems*. Blackwell, Oxford.

CLOWES, F. A. L. and JUNIPER, B. E. (1968). *Plant Cells*. Blackwell, Oxford.

CUTLER, D. F. (1969). *Anatomy of the Monocotyledons*. IV. *Juncales*. General editor, C. R. Metcalfe. Clarendon Press, Oxford.

CUTTER, E. G. (1969). *Plant Anatomy: Experiment and Interpretation*. Part 1. *Cells and Tissues*. Edward Arnold, London.

DAVIS, G. L. (1966). *Systematic Embryology of the Angiosperms*. Wiley, New York.

EAMES, A. J. (1961). *Morphology of the Angiosperms*. McGraw-Hill, New York.

EAMES, A. J. and MACDANIELS, L. H. (1947). *An Introduction to Plant Anatomy*. 2nd edition. McGraw-Hill, New York and London.

ESAU, K. (1960). *Anatomy of Seed Plants*. Wiley, New York.

ESAU, K. (1965). *Plant Anatomy*. 2nd edition. Wiley, New York.

ESAU, K. (1965). *Vascular Differentiation in Plants*. Holt, Rinehart and Winston, New York.

FAHN, A. (1967). *Plant Anatomy*. (Translated from the Hebrew by Sybil Broido-Altman.) Pergamon Press, Oxford.

FOSTER, A. S. (1949). *Practical Plant Anatomy*. 2nd edition. Van Nostrand, New York.

MAHESHWARI, P. (1950). *An Introduction to the Embryology of Angiosperms*. McGraw-Hill, New York.

METCALFE, C. R. (1960). *Anatomy of the Monocotyledons*. I. *Gramineae*. Clarendon Press, Oxford.

METCALFE, C. R. and CHALK, L. (1950). *Anatomy of the Dicotyledons*. Vols. I and II. Clarendon Press, Oxford.

TOMLINSON, P. B. (1961). *Anatomy of the Monocotyledons*. II. *Palmae*. General editor, C. R. Metcalfe. Clarendon Press, Oxford.

TOMLINSON, P. B. (1969). *Anatomy of the Monocotyledons*. III. *Commelinales–Zingiberales*. General editor, C. R. Metealfe. Clarendon Press, Oxford.

WARDLAW, C. W. (1955). *Embryogenesis in Plants*. Methuen, London.

WARDLAW, C. W. (1965). *Organization and Evolution in Plants*. Longmans, London.

WARDLAW, C. W. (1968). *Morphogenesis in Plants*. Methuen, London.

References

1. ABBE, E. C., PHINNEY, B. O. and BAER, D. F. (1951). The growth of the shoot apex in maize: internal features. *Am. J. Bot.*, 38, 744–751.
2. ADDICOTT, F. T. (1965). Physiology of abscission. *Handb. PflPhysiol.*, **15**, 2, 1094–1126.
3. AGHION, D. (1962). Conditions expérimentales condiusant à l'initiation et au dévelloppement de fleurs à partir de la culture stérile de fragments de tige de tabac. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **255**, 993–995.
4. ALFIERI, I. R. and EVERT, R. F. (1968). Analysis of meristematic activity in the root tip of *Melilotus alba* Desr. *New Phytol.*, 67, 641–647.
5. ALLSOPP, A. (1953). Experimental and analytical studies of pteridophytes. XXI. Investigations on *Marsilea*. 3. The effect of various sugars on development and morphology. *Ann. Bot., N.S.*, **17**, 447–463.
6. ALLSOPP, A. (1962). The effects of gibberellic acid on morphogenesis in *Marsilea drummondii* A. Br. *Phytomorphology*, **12**, 1–10.
7. ALLSOPP, A. (1963). Morphogenesis in *Marsilea*. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, 58, 417–427.
8. ALLSOPP, A. (1964). Shoot morphogenesis. *A. Rev. Pl. Physiol.*, **15**, 225–254.
9. ALLSOPP, A. (1965a). The significance for development of water supply, osmotic relations and nutrition. *Handb. PflPhysiol.*, **15**, **1**, 504–552.
10. ALLSOPP, A. (1965b). Heteroblastic development in cormophytes. *Handb. PflPhysiol.*, **15**, **1**, 1172–1221.
11. ALLSOPP, A. (1965c). Land and water forms: physiological aspects. *Handb. PflPhysiol.*, **15**, **1**, 1236–1255.
12. ALLSOPP, A. (1967). Heteroblastic development in vascular plants. *Adv. Morphogen.*, 6, 127–171.
13. AMIR, J. (1969). A study on the reproductive stage of the groundnut *Arachis hypogaea* L. Induction of pod setting in the upper-nodal gynophores. *Ann. Bot., N.S.*, 33, 333–338.
14. ANGOLD, R. E. (1968). The formation of the generative cell in the pollen grain of *Endymion non-scriptus* (L.). *J. Cell Biol.*, 3, 573–578.
15. ANKER, L. (1968). On gravi-sensitivity in plants. *Acta bot. neerl.*, **17**, 385–389.
16. ARBER, A. (1946). Goethe's botany. *Chron. Bot.*, **10**, 63–126.
17. ARNOLD, C. A. (1940). A note on the origin of the lateral rootlets of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. *Am. J. Bot.*, **27**, 728–730.

18. ARNOTT, H. J. (1962). The seed, germination, and seedling of *Yucca*. *Univ. Calif. Publs Bot.*, 35, 1–164.
19. ARZEE, T., LIPHSCHITZ, N. and WAISEL, Y. (1968). The origin and development of the phellogen in *Robinia pseudacacia* L. *New Phytol.*, 67, 87–93.
20. AVERY, G. S., Jr. (1933). Structure and development of the tobacco leaf. *Am. J. Bot.*, 20, 565–592.
21. BACQUAR, S. R. and AFAC HUSAIN, S. (1969). Cytoplasmic channels and chromatin migration in the meiocytes of *Arnebia hispidissima* (Sieb.) DC. *Ann. Bot., N.S.*, 33, 821–831.
22. BALATINECZ, J. J. and FARRAR, J. L. (1966). Pattern of renewed cambial activity in relation to exogenous auxin in detached woody shoots. *Can. J. Bot.*, 44, 1108–1110.
23. BALATKOVÁ, V. and TUPÝ, J. (1968). Test-tube fertilization in *Nicotiana tabacum* by means of an artificial pollen tube culture. *Biologia Pl.*, 10, 266–270.
24. BALFOUR, E. (1958). The development of the vascular systems of *Macropiper excelsum* Forst. II. The mature stem. *Phytomorphology*, 8, 224–233.
25. BALL, E. (1941). The development of the shoot apex and of the primary thickening meristem in *Phoenix canariensis* Chanb., with comparisons to *Washingtonia filifera* Wats. and *Trachycarpus excelsa* Wendl. *Am. J. Bot.*, 28, 820–832.
26. BALL, E. (1952). Morphogenesis of shoots after isolation of the shoot apex of *Lupinus albus*. *Am J. Bot.*, 39, 167–191.
27. BALL, E. (1955). On certain gradients in the shoot tip of *Lupinus albus*. *Am. J. Bot.*, 42, 509–521.
28. BALL, E. (1956). Growth of the embryo of *Ginkgo biloba* under experimental conditions. II. Effects of a longitudinal split in the tip of the hypocotyl. *Am. J. Bot.*, 43, 802–810.
29. BALL, E. (1960). Cell divisions in living shoot apices. *Phytomorphology*, 10, 377–396.
30. BARBER, J. T. and STEWARD, F. C. (1968). The proteins of *Tulipa* and their relation to morphogenesis. *Devl Biol.*, 17, 326–349.
31. BARKER, W. G. (1969). Growth and development of the banana plant. Gross leaf emergence. *Ann. Bot., N.S.*, 33, 523–535.
32. BARLOW, P. W. (1969). Cell growth in the absence of division in a root meristem. *Planta*, 88, 215–223.
33. BARNELL, E. (1939). Studies in tropical fruits. V. Some anatomical aspects of fruit-fall in two tropical arboreal plants. *Ann. Bot., N.S.*, 3, 77–89.
34. BARNELL, H. R. and BARNELL, E. (1945). Studies in tropical fruits. XVI. The distribution of tannins within the banana and the changes in their condition and amount during ripening. *Ann. Bot., N.S.*, 9, 77–99.
35. BASFORD, K. H. (1961). Morphogenetic responses to gibberellic acid of a radiation-induced mutant dwarf in groundsel, *Senecio vulgaris* L. *Ann. Bot., N.S.*, 25, 279–302.
36. BAYER, D. E., FOY, C. L., MALLORY, T. E. and CUTTER, E. G. (1967). Morphological and histological effects of trifluralin on root development. *Am. J. Bot.*, 54, 945–952.

37. BECKER, D. A. (1968). Stem abscission in the tumbleweed, *Psoralea*. *Am. J. Bot.*, 55, 753–756.

38. BELL, P. R. and WOODCOCK, C. L. F. (1968). *The Diversity of Green Plants*. Edward Arnold, London.

38a. BERNIER, G. (1964). Étude histophysiologique et histochimique de l'évolution du méristème apicale de *Sinapis alba* L., cultivé en milieu conditionné et en diverses durées de jour favorables ou défavorables à la mise à fleurs. *Mem. Acad. r. Belg. Cl. Sci.* 4°, 16, 1–149.

39. BERNIER, G. (1966). The morphogenetic role of the apical meristem in higher plants. *Les Congrés et Colloques de l'Université de Liège*, 38, Les Phytohormones et l'Organogenèse, 151–211.

40. BERNIER, G. (1969). *Sinapis alba* L. In *The Induction of Flowering*, EVANS, L. T., 305–327. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.

41. BERNIER, G., BRONCHART, R. and JACQMARD, A. (1964). Action of gibberellic acid on the mitotic activity of the different zones of the shoot apex of *Rudbeckia bicolor* and *Perilla nankinensis*. *Planta*, 61, 236–244.

42. BHAR, D. S. and RADFORTH, N. W. (1969). Vegetative and reproductive development of shoot apices of *Pharbitis nil* as influenced by photoperiodism. *Can. J. Bot.*, 47, 1403–1406.

43. BIENIEK, M. E. and MILLINGTON, W. F. (1967). Differentiation of lateral shoots as thorns in *Ulex europaeus*. *Am J. Bot.*, 54, 61–70.

44. BIENIEK, M. E. and MILLINGTON, W. F. (1968). Thorn formation in *Ulex europaeus* in relation to environmental and endogenous factors. *Bot. Gaz.*, 129, 145–150.

45. BISALPUTRA, T., DOWNTON, W. J. S. and TREGUNNA, E. B. (1969). The distribution and ultrastructure of chloroplasts in leaves differing in photosynthetic carbon metabolism. I. Wheat, *Sorghum* and *Aristida* (Gramineae). *Can. J. Bot.*, 47, 15–21.

46. BLOCH, R. (1946). Differentiation and pattern in *Monstera deliciosa*. The idioblastic development of the trichosclereids in the air root. *Am. J. Bot.*, 33, 544–551.

47. BOKE, N. H. (1940). Histogenesis and morphology of the phyllode in certain species of *Acacia*. *Am. J. Bot.*, 27, 73–90.

48. BOKE, N. H. (1948). Development of the perianth in *Vinca rosea* L. *Am. J. Bot.*, 35, 413–423.

49. BOKE, N. H. (1949). Development of the stamens and carpels in *Vinca rosea* L. *Am. J. Bot.*, 36, 535–547.

50. BONNETT, H. T., Jr. (1968). The root endodermis: fine structure and function. *J. Cell Biol.*, 37, 199–205.

51. BONNETT, H. T., Jr. (1969). Cortical cell death during lateral root formation. *J. Cell Biol.*, 40, 144–159.

52. BONNETT, H. T., Jr. and TORREY, J. G. (1966). Comparative anatomy of endogenous bud and lateral root formation in *Convolvulus arvensis* roots cultured *in vitro*. *Am. J. Bot.*, 53, 496–507.

53. BOOTH, A., MOORBY, J., DAVIES, C. R., JONES, H. and WAREING, P. F. (1962). Effects of indolyl-3-acetic acid on the movement of nutrients within plants. *Nature, Lond.*, 194, 204–205.

54. BORCHERT, R. (1965). Gibberellic acid and rejuvenation of apical meristems in *Acacia melanoxylon*. *Naturwissenschaften*, 52, 65–66.

55. BORNMAN, C. H. (1967a). The relationship between tylosis and abscission in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) explants. *S. Afr. J. agric. Sci.*, 10, 143–154.

56. BORNMAN, C. H. (1967b). Some ultrastructural aspects of abscission in *Coleus* and *Gossypium*. *S. Afr. J. Sci.*, 63, 325–331.
57. BORNMAN, C. H., ADDICOTT, F. T., LYON, J. L., and SMITH, O. E. (1968). Anatomy of gibberellin-induced stem abscission in cotton. *Am. J. Bot.*, 55, 369–375.
58. BORNMAN, C. H., SPURR, A. R. and ADDICOTT, F. T. (1967). Abscisin, auxin, and gibberellin effects on the developmental aspects of abscission in cotton (*Gossypium hirsutum*). *Am. J. Bot.*, 54, 125–135.
59. BORNMAN, C. H., SPURR, A. R. and ADDICOTT, F. T. (1969). Histochemical localization by electron microscopy of pectic substances in abscising tissue. *Jl S. Afr. Bot.*, 35, 253–264.
60. BOSTRACK, J. M. and MILLINGTON, W. F. (1962). On the determination of leaf form in an aquatic heterophyllous species of *Ranunculus*. *Bull. Torrey bot. Club*, 89, 1–20.
61. BOWES, B. G. (1961). Inequality in the development of the axillary members in *Glechoma hederacea* L. *Ann. Bot., N.S.*, 25, 391–406.
62. BOWES, B. G. (1963). The structure and development of the vegetative shoot apex in *Glechoma hederacea* L. *Ann. Bot., N.S.*, 27, 357–364.
63. BOWES, B. G. (1965). The ultrastructure of the shoot apex and young shoot of *Glechoma hederacea* L. *Cellule*, 65, 351–356.
64. BRINK, R. A. and COOPER, D. C. (1947). The endosperm in seed development. *Bot. Rev.*, 13, 423–541.
65. BROWN, C. L. (1964). The influence of external pressure on the differentiation of cells and tissues cultured *in vitro*. In *The Formation of Wood in Forest Trees*, ZIMMERMANN, M. H., 389–404. Academic Press, New York.
66. BROWN, C. L. and SAX, K. (1962). The influence of pressure on the differentiation of secondary tissues. *Am. J. Bot.*, 49, 683–691.
67. BROWN, J. A. M., MIKSCHE, J. P. and SMITH, H. H. (1964). An analysis of H^3-thymidine distribution throughout the vegetative meristem of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Rad. Bot.*, 4, 107–113.
68. BROWN, W. V. (1960). The morphology of the grass embryo. *Phytomorphology*, 10, 215–223.
69. BRUMFIELD, R. T. (1943). Cell-lineage studies in root meristems by means of chromosome rearrangements induced by X-rays. *Am. J. Bot.*, 30, 101–110.
70. BÜNNING, E. (1952a). Morphogenesis in plants. *Surv. biol. Prog.*, 2, 105–140.
71. BÜNNING, E. (1952b). Weitere Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge in Wurzeln. *Z. Bot.*, 40, 385–406.
72. BUTCHER, D. N. and STREET, H. E. (1964). Excised root culture. *Bot. Rev.*, 30, 513–586.
73. BUTLER, R. D. and LANE, G. R. (1959). The study of apical development in relation to etiolation. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, 56, 170–176.
74. BUVAT, R. (1952). Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques dicotylédones. *Annls Sci. nat. (Bot.)*, Sér. 11, 13, 199–300.
75. BUVAT, R. (1955). Le méristème apical de la tige. *Année biol.*, 31, 596–656.
76. BYSTROM, B. G., GLATER, R. B., SCOTT, F. M. and BOWLER, E. S. C. (1968). Leaf surface of *Beta vulgaris*—electron microscope study. *Bot. Gaz.*, 129, 133–138.

77. CARR, D. J. and PATE, J. S. (1967). Ageing in the whole plant. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **21**, 559–599.
78. CARUSO, J. L. and CUTTER, E. G. (1966). Proliferation of cells in the central cylinder of the reduced mutant in lanceolate tomato. *Science, N.Y.*, **154**, 1021–1023.
79. CARUSO, J. L. and CUTTER, E. G. (1970). Morphogenetic aspects of a leafless mutant in tomato. II. Induction of a vascular cambium. *Am. J. Bot.*, **57**, 420–429.
80. CASPERSON, G. (1965). Über endogene Faktoren der Reaktionsholzbildung. I. Wuchsstoffapplikation an Kastanienepikotylen. *Planta*, **64**, 225–240.
81. CASPERSON, G. (1968). Wirkung von Wuchs- und Hemmstoffen auf die Kambiumtätigkeit und Reaktionsholzbildung. *Physiologia Pl.*, **21**, 1312–1321.
82. CHEADLE, V. I. (1937). Secondary growth by means of a thickening ring in certain monocotyledons. *Bot. Gaz.*, **98**, 535–555.
83. CHOUARD, P. (1936). La nature et le rôle des formations dites 'secondaires' dans l'édification de la tige des monocotylédones. *Bull. bot. Soc. Fr.*, **83**, 819–836.
84. CHURCH, A. H. (1904). *On the Relation of Phyllotaxis to Mechanical Laws.* Williams and Norgate, London.
84a. CHURCH, A. H. (1920). *On Problems of Phyllotaxis.* Oxford bot. Mem. no. 6.
85. CLOWES, F. A. L. (1950). Root apical meristems of *Fagus sylvatica*. *New Phytol.*, **49**, 248–268.
86. CLOWES, F. A. L. (1953). The cytogenerative centre in roots with broad columellas. *New Phytol.*, **52**, 48–57.
87. CLOWES, F. A. L. (1954). The promeristem and the minimal constructional centre in grass root apices. *New Phytol.*, **53**, 108–116.
88. CLOWES, F. A. L. (1956a). Nucleic acids in root apical meristems of *Zea*. *New Phytol.*, **55**, 29–34.
89. CLOWES, F. A. L. (1956b). Localization of nucleic acid synthesis in root meristems. *J. exp. Bot.*, **7**, 307–312.
90. CLOWES, F. A. L. (1957). Chimeras and meristems. *Heredity*, **11**, 141–148.
91. CLOWES, F. A. L. (1958a). Development of quiescent centres in root meristems. *New Phytol.*, **57**, 85–88.
92. CLOWES, F. A. L. (1958b). Protein synthesis in root meristems. *J. exp. Bot.*, **9**, 229–238.
93. CLOWES, F. A. L. (1959a). Apical meristems of roots. *Biol. Rev.*, **34**, 501–529.
94. CLOWES, F. A. L. (1959b). Reorganization of root apices after irradiation. *Ann. Bot., N.S.*, **23**, 205–210.
95. CLOWES, F. A. L. (1959c). Adenine incorporation and cell division in shoot apices. *New Phytol.*, **58**, 16–19.
96. CLOWES, F. A. L. (1961a). *Apical Meristems.* Blackwell, Oxford.
97. CLOWES, F. A. L. (1961b). Duration of the mitotic cycle in a meristem. *J. exp. Bot.*, **12**, 283–293.
98. CLOWES, F. A. L. (1961c). Effects of β-radiation on meristems. *Expl Cell Res.*, **25**, 529–534.
99. CLOWES, F. A. L. (1962). Rates of mitosis in a partially synchronous meristem. *New Phytol.*, **61**, 111–118.

100. CLOWES, F. A. L. (1964). The quiescent centre in meristems and its behaviour after irradiation. *Brookhaven Symp. Biol.*, **16**, 46–58.
101. CLOWES, F. A. L. (1965a). Synchronization in a meristem by 5-aminouracil. *J. exp. Bot.*, 16, 581–586.
102. CLOWES, F. A. L. (1965b). Meristems and the effect of radiation on cells. *Endeavour*, **24**, 8–12.
103. CLOWES, F. A. L. (1965c). The duration of the G_1 phase of the mitotic cycle and its relation to radiosensitivity. *New Phytol.*, **64**, 355–359.
104. CLOWES, F. A. L. (1968). The DNA content of the cells of the quiescent centre and root cap of *Zea mays*. *New Phytol.*, 67, 631–639.
105. CLOWES, F. A. L. and JUNIPER, B. E. (1964). The fine structure of the quiescent centre and neighbouring tissues in root meristems. *J. exp. Bot.*, **15**, 622–630.
106. CLOWES, F. A. L. and STEWART, H. E. (1967). Recovery from dormancy in roots. *New Phytol.*, **66**, 115–123.
107. COGGINS, C. W., Jr. and HIELD, H. Z. (1968). Plant-growth regulators. In *The Citrus Industry*, II, REUTHER, W., BATCHELOR, L. D. and WEBBER, H. J., 371–389. Univ. California, Div. Agric. Sci.
108. COOK, C. D. K. (1969). On the determination of leaf form in *Ranunculus aquatilis*. *New Phytol.*, 68, 469–480.
109. COOKE, G. B. (1948). Cork and cork products. *Econ. Bot.*, **2**, 393–402.
110. CORNER, E. J. H. (1951). The leguminous seed. *Phytomorphology*, **1**, 117–150.
111. CORSON, G. E., Jr. (1969). Cell division studies of the shoot apex of *Datura stramonium* during transition to flowering. *Am. J. Bot.*, **56**, 1127–1134.
112. CORSON, G. E., Jr. and GIFFORD, E. M., Jr. (1969). Histochemical studies of the shoot apex of *Datura stramonium* during transition to flowering. *Phytomorphology*, **19**, 189–196.
113. CÔTÉ, W. A., Jr. and DAY, A. C. (1965). Anatomy and ultrastructure of reaction wood. In *Cellular Ultrastructure of Woody Plants*, CÔTÉ, W. A., Jr., 391–418. Syracuse University Press.
114. CRANE, J. C. and PUNSRI, P. (1956). Comparative growth of the endosperm and the embryo in unsprayed and 2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid sprayed Royal and Tilton apricots. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 68, 96–104.
115. CRONSHAW, J. and MOREY, P. R. (1965). Induction of tension wood by 2,3,5-tri-iodobenzoic acid. *Nature, Lond.*, **205**, 816–818.
116. CRONSHAW, J. and MOREY, P. R. (1968). The effect of plant growth substances on the development of tension wood in horizontally inclined stems of *Acer rubrum* seedlings. *Protoplasma*, **65**, 379–391.
117. CROSS, G. L. (1936). The structure of the growing point and the development of the bud scales of *Morus alba* L. *Bull. Torrey bot. Club*, **63**, 451–465.
118. CROSS, G. L. (1937). The origin and development of the foliage leaves and stipules of *Morus alba*. *Bull. Torrey bot. Club*, **64**, 145–163.
119. CROSS, G. L. and JOHNSTON, T. J. (1941). Structural features of the shoot apices of diploid and colchicine-induced, tetraploid strains of *Vinca rosea* L. *Bull. Torrey bot. Club*, 68, 618–635.
120. CUSICK, F. (1956). Studies of floral morphogenesis. I. Median bisections of flower primordia in *Primula bulleyana* Forrest. *Trans. R. Soc. Edinb.*, 63, 153–166.

121. CUSICK, F. (1966). On phylogenetic and ontogenetic fusions. In *Trends in Plant Morphogenesis*, CUTTER, E. G., *et al.*, 170–183. Longmans, London.
122. CUTTER, E. G. (1957). Studies of morphogenesis in the Nymphaeaceae. I. Introduction: some aspects of the morphology of *Nuphar lutea* (L.) Sm. and *Nymphaea alba* L. *Phytomorphology*, **7**, 45–56.
123. CUTTER, E. G. (1959). On a theory of phyllotaxis and histogenesis. *Biol. Rev.*, **34**, 243–263.
124. CUTTER, E. G. (1961). The inception and distribution of flowers in the Nymphaeaceae. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, **172**, 93–100.
125. CUTTER, E. G. (1965). Recent experimental studies of the shoot apex and shoot morphogenesis. *Bot. Rev.*, **31**, 7–113.
126. CUTTER, E. G. (1967). Morphogenesis and developmental potentialities of unequal buds. *Phytomorphology*, **17**, 437–445.
127. CUTTER, E. G. (1969). *Plant Anatomy: Experiment and Interpretation.* Part 1. *Cells and Tissues.* Edward Arnold, London.
128. CUTTER, E. G. and FELDMAN, L. J. (1970a). Trichoblasts in *Hydrocharis*. I. Origin, differentiation, dimensions and growth. *Am. J. Bot.*, **57**, 190–201.
129. CUTTER, E. G. and FELDMAN, L. J. (1970b). Trichoblasts in *Hydrocharis*. II. Nucleic acids, proteins and a consideration of cell growth in relation to endopolyploidy. *Am. J. Bot.*, **57**, 202–211.
130. DALE, J. E. (1965). Leaf growth in *Phaseolus vulgaris*. 2. Temperature effects and the light factor. *Ann. Bot.*, *N.S.*, **29**, 293–308.
131. DALE, J. E. (1968). Cell growth in expanding primary leaves of *Phaseolus*. *J. exp. Bot.*, **19**, 322–332.
132. DAVIS, E. L. (1961). Medullary bundles in the genus *Dahlia* and their possible origin. *Am. J. Bot.*, **48**, 108–113.
133. DAVIS, G. J. (1967). *Proserpinaca:* photoperiodic and chemical differentiation of leaf development and flowering. *Pl. Physiol., Lancaster*, **42**, 667–668.
134. DAVIS, G. L. (1966). *Systematic Embryology of the Angiosperms.* Wiley, New York.
135. DENNE, M. P. (1959). Leaf development in *Narcissus pseudonarcissus* L. I. The stem apex. *Ann. Bot.*, *N.S.*, **23**, 121–129.
136. DENNE, M. P. (1960). Leaf development in *Narcissus pseudonarcissus* L. II. The comparative development of scale and foliage leaves. *Ann. Bot.*, *N.S.*, **24**, 32–47.
137. DENNE, M. P. (1966a). Morphological changes in the shoot apex of *Trifolium repens* L. I. Changes in the vegetative apex during the plastochron. *N. Z. Jl Bot.*, **4**, 300–314.
138. DENNE, M. P. (1966b). Diurnal and plastochronic changes in the shoot apex of *Tradescantia fluminensis* Vell. *N. Z. Jl Bot.*, **4**, 444–454.
139. DENNE, M. P. (1966c). Leaf development in *Trifolium repens*. *Bot. Gaz.*, **127**, 202–210.
140. DE VRIES, H. A. M. A. (1968a). Development of the structure of the normal smooth cuticle of the apple 'Golden Delicious'. *Acta bot. neerl.*, **17**, 229–241.
141. DE VRIES, H. A. M. A. (1968b). Development of the structure of the russeted apple skin. *Acta bot. neerl.*, **17**, 405–415.
142. DIGBY, J. and WANGERMANN, E. (1965). A note on the effect of the shoot and root apex on secondary thickening in pea radicles. *New Phytol.*, **64**, 168–170.

143. DIGBY, J. and WAREING, P. F. (1966a). The effect of applied growth hormones on cambial division and the differentiation of the cambial derivatives. *Ann. Bot., N.S.*, 30, 539–548.

144. DIGBY, J. and WAREING, P. F. (1966b). The relationship between endogenous hormone levels in the plant and seasonal aspects of cambial activity. *Ann. Bot., N.S.*, 30, 607–622.

145. DIGBY, J. and WAREING, P. F. (1966c). The effect of growth hormones on cell division and expansion in liquid suspension cultures of *Acer pseudoplatanus*. *J. exp. Bot.*, 17, 718–725.

146. DITTMER, H. J. and TALLEY, B. P. (1964). Gross morphology of tap roots of desert cucurbits. *Bot. Gaz.*, 125, 121–126.

147. DOBBINS, D. R. (1969). Studies on the anomalous cambial activity in *Doxantha unguis-cati* (Bignoniaceae). I. Development of the vascular pattern. *Can. J. Bot.*, 47, 2101–2106.

148. DOBBINS, D. R. (1971). *Studies on anomalous cambial activity in* Doxantha unguis-cati *(Bignoniaceae)*. Ph. D. dissertation, Univ. of Massachusetts.

149. DORE, J. (1965). Physiology of regeneration in cormophytes. *Handb. PflPhysiol.*, 15, 2, 1–91.

150. DOSTÁL, R. (1967). *On Integration in Plants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

151. DOWNTON, W. J. S. and TREGUNNA, E. B. (1968). Carbon dioxide compensation—its relation to photosynthetic carboxylation reactions, systematics of the Gramineae, and leaf anatomy. *Can. J. Bot.*, 46, 207–215.

152. DYCUS, A. M. and KNUDSON, L. (1957). The role of tbe velamen of the aerial roots of orchids. *Bot. Gaz.*, 119, 78–87.

153. EAGLES, C. F. and WAREING, P. F. (1963). Dormancy regulators in woody plants. Experimental induction of dormancy in *Betula pubescens*. *Nature, Lond.*, 199, 874–875.

154. EAMES, A. J. (1961). *Morphology of the Angiosperms*. McGraw-Hill, New York.

155. ECHLIN, P. (1968). Pollen. *Scient. Am.*, 218, 4, 81–90.

156. ECHLIN, P. and GODWIN, H. (1968a). The ultrastructure and ontogeny of pollen in *Helleborus foetidus* L. I. The development of the tapetum and Ubisch bodies. *J. Cell Sci.*, 3, 161–174.

157. ECHLIN, P. and GODWIN, H. (1968b). The ultrastructure and ontogeny of pollen in *Helleborus foetidus* L. II. Pollen grain development through the callose special wall stage. *J. Cell Sci.*, 3, 175–186.

158. ECHLIN, P. and GODWIN, H. (1969). The ultrastructure and ontogeny of pollen in *Helleborus foetidus* L. III. The formation of the pollen grain wall. *J. Cell Sci.*, 5, 459–477.

159. ECKARDT, T. (1941). Kritische Untersuchungen über das primäre Dickenwachstum bei Monokotylen, mit Ausblick auf dessen Verhältnis zur sekundären Verdickung. *Bot. Arch.*, 42, 289–334.

160. EDWARDS, M. M. (1968a). Dormancy in seeds of charlock. I. Developmental anatomy of the seed. *J. exp. Bot.*, 19, 575–582.

161. EDWARDS, M. M. (1968b). Dormancy in seeds of charlock. II. The influence of the seed coat. *J. exp. Bot.*, 19, 583–600.

162. EDWARDS, M. M. (1968c). Dormancy in seeds of charlock. III. Occurrence and mode of action of an inhibitor associated with dormancy. *J. exp. Bot.*, 19, 601–610.

163. ERICKSON, R. O. and MICHELINI, F. J. (1957). The plastochron index. *Am. J. Bot.*, 44, 297–305.
164. ESAU, K. (1946). Morphology of reproduction in guayule and certain other species of *Parthenium*. *Hilgardia*, 17, 61–120.
165. ESAU, K. (1954). Primary vascular differentiation in plants. *Biol. Rev.*, 29, 46–86.
166. ESAU, K. (1964). Structure and development of the bark in dicotyledons. In *The Formation of Wood in Forest Trees*, ZIMMERMANN, M. H., 37–50. Academic Press, New York.
167. ESAU, K. (1965a). *Plant Anatomy*. 2nd edition. Wiley, New York.
168. ESAU, K. (1965b). *Vascular Differentiation in Plants*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
169. ESAU, K. (1967). Minor veins in *Beta* leaves: structure related to function. *Proc. Am. phil. Soc.*, 111, 219–233.
170. ESAU, K. and CHEADLE, V. I. (1969). Secondary growth in *Bougainvillea*. *Ann. Bot., N.S.*, 33, 807–819.
171. EVANS, L. J., Editor (1969). *The Induction of Flowering. Some Case Histories.*. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.
172. EVANS, P. S. (1965). Intercalary growth in the aerial shoot of *Eleocharis acuta* R. Br. Prodr. I. Structure of the growing zone. *Ann. Bot., N.S.*, 29, 205–217.
173. EVANS, P. S. (1969). Intercalary growth in the aerial shoot of *Eleocharis acuta* R. Br. II. Development of the main internode. *N.Z. Jl Bot.*, 7, 36–42.
174. FAHN, A. and ZOHARY, M. (1955). On the pericarpal structure of the legumen, its evolution and relation to dehiscence. *Phytomorphology*, 5, 99–111.
175. FELDMAN, L. J. and CUTTER, E. G. (1970a). Regulation of leaf form in *Centaurea solstitialis* L. I. Leaf development on whole plants in sterile culture. *Bot. Gaz.*, 131, 31–39.
176. FELDMAN, L. J. and CUTTER, E. G. (1970b). Regulation of leaf form in *Centaurea solstitialis* L. II. The developmental potentialities of excised leaf primordia in sterile culture. *Bot. Gaz.*, 131, 39–49.
177. FISHER, J. B. (1970a). Development of the intercalary meristem of *Cyperus alternifolius*. *Am. J. Bot.*, 57, 691–703.
178. FISHER, J. B. (1970b). Control of the internodal intercalary meristem of *Cyperus alternifolius*. *Am. J. Bot.*, 57, 1017–1026.
179. FOARD, D. E., HABER, A. H. and FISHMAN, T. N. (1965). Initiation of lateral root primordia without completion of mitosis and without cytokinesis in uniseriate pericycle. *Am. J. Bot.*, 52, 580–590.
180. FORDE, B. J. (1966). Effect of various environments on the anatomy and growth of perennial ryegrass and cocksfoot. I. Leaf growth. *N.Z. Jl Bot.*, 4, 455–468.
181. FORMAN, M. and JENSEN, W. A. (1965). Respiration and embryogenesis in cotton. *Pl. Physiol., Lancaster*, 40, 765–769.
182. FOSKET, D. E. and MIKSCHE, J. P. (1966). A histochemical study of the seedling shoot apical meristem of *Pinus lambertiana*. *Am. J. Bot.*, 53, 694–702.
183. FOSSARD, R. A. DE (1969). Development and histochemistry of the endothecium in the anthers of *in vitro* grown *Chenopodium rubrum* L. *Bot. Gaz.*, 130, 10–22.

184. FOSTER, A. S. (1928). Salient features of the problem of bud-scale morphology. *Biol. Rev.*, **3**, 123–164.
185. FOSTER, A. S. (1929). Investigations on the morphology and comparative history of development of foliar organs. I. The foliage leaves and cataphyllary structures in the horsechestnut (*Aesculus hippocastanum* L.). *Am. J. Bot.*, **16**, 441–501.
186. FOSTER, A. S. (1935a). A histogenetic study of foliar determination in *Carya Buckleyi* var. *arkansana*. *Am. J. Bot.*, **22**, 88–147.
187. FOSTER, A. S. (1935b). Comparative histogenesis of foliar transition forms in *Carya*. *Univ. Calif. Publs Bot.*, **19**, 159–185.
188. FOSTER, A. S. (1936). Leaf differentiation in angiosperms. *Bot. Rev.*, **2**, 349–372.
189. FOSTER, A. S. (1938). Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba*. *Bull. Torrey bot. Club*, **65**, 531–556.
190. FOSTER, A. S. (1939). Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants. *Bot. Rev.*, **5**, 454–470.
191. FOSTER, A. S. (1952). Foliar venation in angiosperms from an ontogenetic standpoint. *Am. J. Bot.*, **39**, 752–766.
192. FOSTER, A. S. (1961). The phylogenetic significance of dichotomous venation in angiosperms. In *Recent Advances in Botany*, 971–975. Univ. Toronto Press.
193. FOSTER, A. S. (1966). Morphology of anastomoses in the dichotomous venation of *Circaeaster*. *Am. J. Bot.*, **53**, 588–599.
194. FOSTER, A. S. and ARNOTT, H. J. (1960). Morphology and dichotomous vasculature of the leaf of *Kingdonia uniflora*. *Am. J. Bot.*, **47**, 684–698.
195. DE LA FUENTE, R. K. and LEOPOLD, A. C. (1968). Senescence processes in leaf abscission. *Pl. Physiol., Lancaster*, **43**, 1496–1502.
196. GALUN, E., JUNG, Y. and LANG, A. (1963). Morphogenesis of floral buds of cucumber cultured *in vitro*. *Devl Biol.*, **6**, 370–387.
197. GARNER, W. W. and ALLARD, H. A. (1923). Further studies in photoperiodism, the response of the plant to relative length of day and night. *J. agric. Res.*, **23**, 871–920.
198. GARRISON, R. and WETMORE, R. H. (1961). Studies in shoot-tip abortion: *Syringa vulgaris*. *Am. J. Bot.*, **48**, 789–795.
199. GAUDET, J. J. (1964). Morphology of *Marsilea vestita*. II. Morphology of the adult land and submerged leaves. *Am. J. Bot.*, **51**, 591–597.
200. GAUDET, J. J. (1965a). The effect of various environmental factors on the leaf form of the aquatic fern *Marsilea vestita*. *Physiologia Pl.*, **18**, 674–686.
201. GAUDET, J. J. (1965b). Morphology of *Marsilea vestita*. III. Morphogenesis of the leaves of etiolated plants. *Am. J. Bot.*, **52**, 716–719.
202. GEIGER, D. R. and CATALDO, D. A. (1969). Leaf structure and translocation in sugar beet. *Pl. Physiol., Lancaster*, **44**, 45–54.
202a. GIBBONS, G. S. B. and WILKINS, M. B. (1970). Growth inhibitor production by root caps in relation to geotropic responses. *Nature, Lond.*, **226**, 558–559.
203. GIFFORD, E. M., Jr. (1954). The shoot apex in angiosperms. *Bot. Rev.*, **20**, 477–529.
204. GIFFORD, E. M., Jr. (1964). Developmental studies of vegetative and floral meristems. *Brookhaven Symp. Biol.*, **16**, 126–137.
205. GIFFORD, E. M., Jr. (1969). Initiation and early development of the

inflorescence in pineapple (*Ananas comosus*, var. Smooth Cayenne treated with acetylene. *Am. J. Bot.*, 56, 892–897.

206. GIFFORD, E. M., Jr., KUPILA, S. and YAMAGUCHI, S. (1963). Experiments in the application of H^3-thymidine and adenine-8-C^{14} to shoot tips. *Phytomorphology*, 13, 14–22.
207. GIFFORD, E. M., Jr. and STEWART, K. D. (1965). Ultrastructure of vegetative and reproductive apices of *Chenopodium album*. *Science, N.Y.*, 149, 75–77.
208. GIFFORD, E. M., Jr. and STEWART, K. D. (1967). Ultrastructure of the shoot apex of *Chenopodium album* and certain other seed plants. *J. Cell Biol.*, 33, 131–142.
209. GIFFORD, E. M., Jr. and TEPPER, H. B. (1961). Ontogeny of the inflorescence in *Chenopodium album*. *Am. J. Bot.*, 48, 657–667.
210. GIFFORD, E. M., Jr. and TEPPER, H. B. (1962a). Histochemical and autoradiographic studies of floral induction in *Chenopodium album*. *Am. J. Bot.*, 49, 706–714.
211. GIFFORD, E. M., Jr. and TEPPER, H. B. (1962b). Ontogenetic and histochemical changes in the vegetative shoot tip of *Chenopodium album*. *Am. J. Bot.*, 49, 902–911.
212. GIROLAMI, G. (1953). Relation between phyllotaxis and primary vascular organization in *Linum*. *Am. J. Bot.*, 40, 618–625.
213. GLATER, R. A. B., SALBERG, R. A. and SCOTT, F. M. (1962). A developmental study of the leaves of *Nicotiana glutinosa* as related to their smog sensitivity. *Am. J. Bot.*, 49, 954–970.
214. GODWIN, H. (1968). The origin of the exine. *New Phytol.*, 67, 667–676.
215. GOEBEL, K. (1880). Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. *Bot. Ztg*, 38, 753–760, 769–778, 785–795, 801–815, 817–826, 833–845.
216. GOEBEL, K. (1884). Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenk's *Handbuch der Botanik*, 3, 99–432.
217. GOODWIN, R. H. and AVERS, C. J. (1956). Studies on roots. III. An analysis of root growth in *Phleum pratense* using photomicrographic records. *Am. J. Bot.*, 43, 479–487.
218. GRÉGOIRE, V. (1938). La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. I. Le carpelle. *Cellule*, 17, 287–452.
219. GREYSON, R. I. and TEPFER, S. S. (1966). An analysis of stamen filament growth of *Nigella hispanica*. *Am. J. Bot.*, 53, 485–490.
220. GREYSON, R. I. and TEPFER, S. S. (1967). Emasculation effects on the stamen filament of *Nigella hispanica* and their partial reversal by gibberellic acid. *Am. J. Bot.*, 54, 971–976.
221. GRIFFITHS, H. J. and AUDUS, L. J. (1964). Organelle distribution in the statocyte cells of the root-tip of *Vicia faba* in relation to geotropic stimulation. *New Phytol.*, 63, 319–333.
222. GUHA, S. and MAHESHWARI, S. C. (1964). *In vitro* production of embryos from anthers of *Datura*. *Nature, Lond.*, 204, 497.
223. GUHA, S. and MAHESHWARI, S. C. (1966). Cell division and differentiation of embryos in the pollen grains of *Datura in vitro*. *Nature, Lond.*, **212**, 97–98.
224. GUNCKEL, J. E. and WETMORE, R. H. (1946). Studies of development in long shoots and short shoots of *Ginkgo biloba* L. I. The origin and pattern of development of the cortex, pith and procambium. *Am. J. Bot.*, 33, 285–295.

225. GUNNING, B. E. S., PATE, J. S. and BRIARTY, L. G. (1968). Specialized 'transfer cells' in minor veins of leaves and their possible significance in phloem translocation. *J. Cell Biol.*, **37**, C7–C12.

225a. GUNNING, B. E. S., PATE, J. S. and GREEN, L. W. (1971). Transfer cells in the vascular system of stems: taxonomy, association with nodes, and structure. *Protoplasma*, **71**, in press.

226. GUSTAFSON, F. G. (1961). Development of fruits. *Handb. PflPhysiol.*, **14**, 951–958.

227. GUTTENBERG, H. VON (1947). Studien über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Dikotyledonen. *Planta*, **35**, 360–396.

228. GUTTENBERG, H. VON (1960). *Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen.* Gebruder Borntraeger, Berlin.

229. GUTTENBERG, H. VON (1964). Die Entwicklung der Wurzel. *Phytomorphology*, **14**, 265–287.

230. HABER, A. H. (1962). Nonessentiality of concurrent cell divisions for degree of polarization of leaf growth. I. Studies with radiation-induced mitotic inhibition. *Am. J. Bot.*, **49**, 583–589.

231. HABERLANDT, G. (1914). *Physiological Plant Anatomy*. Macmillan, London.

232. HACCIUS, B. (1965a). Weitere Untersuchungen über Somatogenese aus den Suspensorenzellen von *Eranthis hiemalis*-Embryonen. *Planta*, **64**, 219–224.

233. HACCIUS, B. (1965b). Haben 'Gewebekultur-Embryonen' einen Suspensor? *Ber. dt. bot. Ges.*, **78**, 11–21.

234. HACKETT, W. P. and SACHS, R. M. (1968). Experimental separation of inflorescence development from initiation in *Bougainvillea*. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, **92**, 615–621.

235. HAIGH, W. G. and GUARD, A. T. (1963). Distribution of mitoses in root tip of *Zea mays*. *Bot. Gaz.*, **124**, 421–423.

236. HALPERIN, W. (1966). Alternative morphogenetic events in cell suspensions. *Am. J. Bot.*, **53**, 443–453.

237. HALPERIN, W. and JENSEN, W. A. (1967). Ultrastructural changes during growth and embryogenesis in carrot cell cultures. *J. Ultrastruct. Res.*, **18**, 428–443.

238. HANDA, T. (1936). Abnormal vascular bundle in the stem of *Campsis grandiflora* K. Schum. *Jap. J. Bot.*, **8**, 47–58.

239. HANNAM, R. V. (1968). Leaf growth and development in the young tobacco plant. *Aust. J. biol. Sci.*, **21**, 855–870.

240. HANSTEIN, J. (1868). Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. *Festschr. Niederrhein. Gesell. Natur- und Heilkunde.* 1868: 109–134.

241. HARA, N. (1957). On the types of the marginal growth in dicotyledonous foliage leaves. *Bot. Mag., Tokyo*, **70**, 108–114.

242. HARRIS, W. M. and SPURR, A. R. (1969). Chromoplasts of tomato fruits. I. Ultrastructure of low-pigment and high-beta mutants. Carotene analyses. *Am. J. Bot.*, **56**, 369–379.

243. HATCH, M. D. and SLACK, C. R. (1966). Photosynthesis by sugar-cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. *Biochem. J.*, **101**, 103–111.

244. HAYWARD, H. E. (1938). *The Structure of Economic Plants*. Macmillan, New York.

245. HEIMSCH, C. (1951). Development of vascular tissues in barley roots. *Am. J. Bot.*, **38**, 523–537.
246. HERTEL, R., DE LA FUENTE, R. K., and LEOPOLD, A. C. (1969). Geotropism and the lateral transport of auxin in the corn mutant amylomaize. *Planta*, **88**, 204–214.
247. HESLOP-HARRISON, J. (1959). Growth substances and flower morphogenesis. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, **56**, 269–281.
248. HESLOP-HARRISON, J. (1963). Ultrastructural aspects of differentiation in sporogenous tissue. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **17**, 315–340.
249. HESLOP-HARRISON, J. (1964). Sex expression in flowering plants. *Brookhaven Symp. Biol.*, **16**, 109–125.
250. HESLOP-HARRISON, J. (1968a). Tapetal origin of pollen-coat substances in *Lilium*. *New Phytol.*, **67**, 779–786.
251. HESLOP-HARRISON, J. (1968b). Pollen wall development. *Science, N.Y.*, **161**, 230–237.
252. HESLOP-HARRISON, J. (1968c). Synchronous pollen mitosis and the formation of the generative cell in massulate orchids. *J. Cell Sci.*, **3**, 457–466.
253. HESLOP-HARRISON, J. and DICKINSON, H. G. (1969). Time relationships of sporopollenin synthesis associated with tapetum and microspores in *Lilium*. *Planta*, **84**, 199–214.
254. HESLOP-HARRISON, J. and HESLOP-HARRISON, Y. (1969). *Cannabis sativa* L. In *The Induction of Flowering*, EVANS, L. T., 205–226. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.
255. HESLOP-HARRISON, J. and MACKENZIE, A. (1967). Autoradiography of soluble (2-^{14}C) thymidine derivatives during meiosis and microsporogenesis in *Lilium* anthers. *J. Cell Sci.*, **2**, 387–400.
256. HEYWOOD, V. H. (1968). Scanning electron microscopy and microcharacters in the fruits of the Umbelliferae–Caucalideae. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, **179**, 287–289.
257. HILLMAN, W. S. (1962). *The Physiology of Flowering*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
258. HITCH, P. A. and SHARMAN, B. C. (1968). Initiation of procambial strands in leaf primordia of *Dactylis glomerata* L. as an example of a temperate herbage grass. *Ann. Bot., N.S.*, **32**, 153–164.
259. HODGE, A. J., MCLEAN, J. D. and MERCER, F. V. (1955). Ultrastructure of the lamellae and grana in the chloroplasts of *Zea mays* L. *J. biophys. biochem. Cytol.*, **1**, 605–614.
260. HOEFERT, L. L. (1969). Ultrastructure of *Beta* pollen. I. Cytoplasmic constituents. *Am. J. Bot.*, **56**, 363–368.
261. HOUGHTALING, H. B. (1935). A developmental analysis of size and shape in tomato fruits. *Bull. Torrey bot. Club*, **62**, 243–251.
262. HUGHES, A. P. (1959). Effects of the environment on leaf development in *Impatiens parviflora* DC. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, **56**, 161–165.
263. HUSSEY, G. (1963). Growth and development in the young tomato. I. The effect of temperature and light intensity on growth of the shoot apex and leaf primordia. *J. exp. Bot.*, **14**, 316–325.
263a. HYDE, E. O. C. (1954). The function of the hilum in some Papilionaceae in relation to the ripening of the seed and the permeability of the testa. *Ann. Bot., N.S.*, **18**, 241–256.
264. INAMDAR, J. A. (1968a). Epidermal structure and ontogeny of stomata in some Verbenaceae. *Ann. Bot., N.S.*, **33**, 55–66.

265. INAMDAR, J. A. (1968b). Ontogeny of stomata in some Oleaceae. *Proc. Indian Acad. Sci.*, 67, 157–164.
266. INAMDAR, J. A. (1968c). Development of stomata in vegetative and floral organs in some Caryophyllaceae. *Aust. J. Bot.*, 16, 445–449.
267. INAMDAR, J. A., GOPAL, B. V. and CHOHAM, A. J. (1968). Development of normal and abnormal stomata in some Araliaceae. *Ann. Bot., N.S.*, 33, 67–73.
268. IWAHORI, S. and LYONS, J. M. (1969). Accelerating tomato fruit maturity with ethrel. *Calif. Agric.*, 23, 6, 17–18.
269. JACOBS, W. P. (1947). The development of the gynophore of the peanut plant, *Arachis hypogaea* L. I. The distribution of mitoses, the region of greatest elongation, and the maintenance of vascular continuity in the intercalary meristem. *Am. J. Bot.*, 34, 361–370.
270. JACOBS, W. P. (1968). Hormonal regulation of leaf abscission. *Pl. Physiol., Lancaster*, 43, 1480–1495.
271. JACOBS, W. P. and MORROW, I. B. (1957). A quantitative study of xylem development in the vegetative shoot apex of *Coleus*. *Am. J. Bot.*, 44, 823–842.
272. JACOBS, W. P. and MORROW, I. B. (1961). A quantitative study of mitotic figures in relation to development in the apical meristem of vegetative shoots of *Coleus*. *Devl Biol.*, 3, 569–587.
273. JANCZEWSKI, E. DE (1874). Recherches sur l'accroissement terminal des racines dans les phanérogames. *Annls Sci. nat.* (*Bot.*), Sér. 5, 20, 162–201.
274. JANE, F. W. (1962). *The Structure of Wood*. A. and C. Black, London.
275. JENSEN, G. E. and VALDOVINOS, J. G. (1967). Fine structure of abscission zones. I. Abscission zones of the pedicels of tobacco and tomato flowers at anthesis. *Planta*, 77, 298–318.
276. JENSEN, W. A. (1955). The histochemical localization of peroxidase in roots and its induction by indoleacetic acid. *Pl. Physiol., Lancaster*, 30, 426–432.
277. JENSEN, W. A. (1958). The nucleic acid and protein content of root tip cells of *Vicia faba* and *Allium cepa*. *Expl Cell Res.*, 14, 575–583.
278. JENSEN, W. A. (1964). Cell development during plant embryogenesis. *Brookhaven Symp. Biol.*, 16, 179–202.
279. JENSEN, W. A. (1968). Cotton embryogenesis: the tube-containing endoplasmic reticulum. *J. Ultrastruct. Res.*, 22, 296–302.
280. JENSEN, W. A. (1969). Cotton embryogenesis: pollen tube development in the nucellus. *Can. J. Bot.*, 47, 383–385.
281. JENSEN, W. A. and FISHER, D. B. (1967). Cotton embryogenesis: double fertilization. *Phytomorphology*, 17, 261–269.
282. JENSEN, W. A. and FISHER, D. B. (1968). Cotton embryogenesis: the sperm. *Protoplasma*, 65, 277–286.
283. JENSEN, W. A. and FISHER, D. B. (1969). Cotton embryogenesis: the tissues of the stigma and style and their relationship to the pollen tube. *Planta*, 84, 97–121.
284. JENSEN, W. A. and KAVALJIAN, L. G. (1958). An analysis of cell morphology and the periodicity of division in the root tip of *Allium cepa*. *Am. J. Bot.*, 45, 365–372.
285. JOHANSEN, D. A. (1950). *Plant Embryology*. Chronica Botanica Co., Waltham, Mass.

286. JOHNSON, M. A. and TRUSCOTT, F. H. (1956). On the anatomy of *Serjania*. I. Path of the bundles. *Am. J. Bot.*, **43**, 509–518.

287. JONES, H. (1955a). Heterophylly in some species of *Callitriche* with especial reference to *Callitriche intermedia*. *Ann. Bot., N.S.*, **19**, 225–245.

288. JONES, H. (1955b). Further studies on heterophylly in *Callitriche intermedia*: leaf development and experimental induction of ovate leaves. *Ann. Bot., N.S.*, **19**, 369–388.

289. JONES, H. (1956). Morphological aspects of leaf expansion, especially in relation to changes in leaf form. In *The Growth of Leaves*, MILTHORPE, F. L., 93–105. Butterworths Scientific Publications, London.

290. JONES, R. L. (1969a). The fine structure of barley aleurone cells. *Planta*, **85**, 359–375.

291. JONES, R. L. (1969b). Gibberellic acid and the fine structure of barley aleurone cells. I. Changes during the lag-phase of α-amylase synthesis. *Planta*, **87**, 119–133.

292. JONES, R. L. (1969c). Gibberellic acid and the fine structure of barley aleurone cells. II. Changes during the synthesis and secretion of α-amylase. *Planta*, **88**, 73–86.

293. JONES, R. L. and PHILLIPS, I. D. J. (1966). Organs of gibberellin synthesis in light-grown sunflower plants. *Pl. Physiol., Lancaster*, **41**, 1381–1386.

294. JOSHI, P. C. and BALL, E. (1968a). Growth of isolated palisade cells of *Arachis hypogaea in vitro*. *Devl Biol.*, **17**, 308–325.

295. JOSHI, P. C. and BALL, E. (1968b). Growth values and regenerative potentiality in mesophyll cultures of *Arachis hypogaea*. *Z. PflPhysiol.*, **59**, 109–123.

296. JOST, L. (1893). Über Beziehungen zwischen der Blattentwickelung und der Gefässbildung in den Pflanze. *Bot. Ztg*, **51**, 89–138.

297. JUNIPER, B. E. and CLOWES, F. A. L. (1965). Cytoplasmic organelles and cell growth in root caps. *Nature, Lond.*, **208**, 864–865.

298. JUNIPER, B. E., GROVES, S., LANDAU-SCHACHAR, B. and AUDUS, L. J. (1966). Root cap and the perception of gravity. *Nature, Lond.*, **209**, 93–94.

299. KANTA, K., RANGASWAMY, N. S. and MAHESHWARI, P. (1962). Test-tube fertilization in a flowering plant. *Nature, Lond.*, **194**, 1214–1217.

300. KAPLAN, D. R. (1967). Floral morphology, organogenesis and interpretation of the inferior ovary in *Downingia bacigalupii*. *Am. J. Bot.*, **54**, 1274–1290.

301. KAPLAN, D. R. (1968a). Structure and development of the perianth in *Downingia bacigalupii*. *Am. J. Bot.*, **55**, 406–420.

302. KAPLAN, D. R. (1968b). Histogenesis of the androecium and gynoecium in *Downingia bacigalupii*. *Am. J. Bot.*, **55**, 933–950.

303. KAPLAN, D. R. (1969). Sporogenesis and gametogenesis in *Downingia* (Campanulaceae; Lobelioideae). *Bull. Torrey bot. Club*, **96**, 418–434.

304. KAPLAN, D. R. (1970). Comparative foliar histogenesis in *Acorus calamus* and its bearing on the phyllode theory of monocotyledonous leaves. *Am. J. Bot.*, **57**, 331–361.

305. KAUFMAN, P. B. (1959). Development of the shoot of *Oryza sativa* L. II. Leaf histogenesis. *Phytomorphology*, **9**, 277–311.

306. KAUFMAN, P. B., CASSELL, S. J. and ADAMS, P. A. (1965). On nature of intercalary growth and cellular differentiation in internodes of *Avena sativa*. *Bot. Gaz.*, **126**, 1–13.

307. KAUFMAN, P. B., PETERING, L. B., YOCUM, C. S. and BAIC, D. (1970). Ultrastructural studies on stomata development in internodes of *Avena sativa*. *Am. J. Bot.*, 57, 33–49.

308. KENDE, H. (1965). Kinetinlike factors in the root exudate of sunflowers. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, 53, 1302–1307.

309. KENNEDY, R. W. and FARRAR, J. L. (1965a). Tracheid development in tilted seedlings. In *Cellular Ultrastructure of Woody Plants*, CÔTÉ, W. A., Jr., 419–453. Syracuse University Press.

310. KENNEDY, R. W. and FARRAR, J. L. (1965b). Induction of tension wood with the anti-auxin 2,3,5-tri-iodobenzoic acid. *Nature, Lond.*, 208, 406–407.

311. KINET, J.-M. (1966). Action du 2-thiouracile sur l'évolution du méristème caulinaire de *Sinapis alba* L. au cour du passage de l'état végétatif à l'état floral. *Les Congrès et Colloques de l'Université de Liège*, 38, Les Phytohormones et l'Organogenèse, 243–263.

312. KING, E. E. and LANE, H. C. (1969). Abscission of cotton flower buds and petioles caused by protein from boll weevil larvae. *Pl. Physiol., Lancaster*, 44, 903–906.

313. KNOX, R. B. and EVANS, L. T. (1966). Inflorescence initiation in *Lolium temulentum* L. VIII. Histochemical changes at the shoot apex during induction. *Aust. J. biol. Sci.*, 19, 233–245.

314. KNOX, R. B. and EVANS, L. T. (1968). Inflorescence initiation in *Lolium temulentum* L. XII. An autoradiographic study of evocation in the shoot apex. *Aust. J. biol. Sci.*, 21, 1083–1094.

315. KNOX, R. B. and HESLOP-HARRISON, J. (1969). Cytochemical localization of enzymes in the wall of the pollen grain. *Nature, Lond.*, 223, 92–94.

316. KONAR, R. N. and NATARAJA, K. (1965). Experimental studies in *Ranunculus sceleratus* L. Development of embryos from the stem epidermis. *Phytomorphology*, 15, 132–137.

317. KONINGS, H. (1967). On the mechanism of the transverse distribution of auxin in geotropically exposed pea roots. *Acta bot. neerl.*, 16, 161–176.

318. KONINGS, H. (1968). The significance of the root cap for geotropism. *Acta bot. neerl.*, 17, 203–211.

319. LAETSCH, W. M. (1968). Chloroplast specialization in dicotyledons possessing the C_4-dicarboxylic acid pathway of photosynthetic CO_2 fixation. *Am. J. Bot.*, 55, 875–883.

319a. LAETSCH, W. M. (1969). Relationship between chloroplast structure and photosynthetic carbon-fixation pathways. *Sci. Prog., Oxf.*, 57, 323–351.

320. LAETSCH, W. M. and PRICE, I. (1969). Development of the dimorphic chloroplasts of sugar cane. *Am. J. Bot.*, 56, 77–87.

321. LAETSCH, W. M., STETLER, D. A. and VLITOS, A. J. (1966). The ultrastructure of sugar cane chloroplasts. *Z. PflPhysiol.*, 54, 472–474.

322. LANCE, A. (1957a). Recherches cytologiques sur l'évolution de quelques méristèmes apicaux et sur ses variations provoquées par des traitements photopériodiques. *Annls Sci. nat. (Bot.)*, Sér. 11, 18, 91–422.

323. LANCE, A. (1957b). Sur l'infrastructure des cellules apicales de '*Chrysanthemum segetum*' L. (Composées). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 245, 352–355.

324. LANCE-NOUGARÈDE, A. (1961). Sur l'incorporation de l'adénine marquée au tritium (^{3}H) dans les noyaux et le cytoplasme des cellules de deux méristèmes caulinaires: *Lupinus albus* (Papilionacées) et *Teucrium scorodonia* (Labiées). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **252**, 1504–1506.

325. LARSON, P. R. (1962). The indirect effect of photoperiod on tracheid diameter in *Pinus resinosa*. *Am. J. Bot.*, 49, 132–137.

326. LARSON, P. R. (1964). Some indirect effects of environment on wood formation. In *The Formation of Wood in Forest Trees*, ZIMMERMANN, M. H., 345–365. Academic Press, New York.

327. LAWTON, J. R. S. and LAWTON, J. R. (1967). The morphology of the dormant embryo and young seedling of five species of *Dioscorea* from Nigeria. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, **178**, 153–159.

328. LEACH, R. W. A. and WAREING, P. F. (1967). Distribution of auxin in horizontal woody stems in relation to gravimorphism. *Nature, Lond.*, **214**, 1025–1027.

329. LEECH, J. H., MOLLENHAUER, H. H. and WHALEY, W. G. (1963). Ultrastructural changes in the root apex. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **17**, 74–84.

330. LEOPOLD, A. C. (1964). *Plant Growth and Development*. McGraw-Hill, New York.

331. LLOYD, D. G. (1968). Pollen tube growth and seed set in self-incompatible and self-compatible *Leavenworthia* (Cruciferae) populations. *New Phytol.*, 67, 179–195.

332. LOISEAU, J.-E. (1959). Observations et expérimentation sur la phyllotaxie, et le fonctionnement du sommet végétatif chez quelques Balsaminacées. *Annls Sci. nat. (Bot.)*, Sér. **11**, 20, 1–214.

333. LOISEAU, J.-E. (1962). Activité mitotique des cellules superficielles du sommet végétatif caulinaire. *Mem. Soc. bot. Fr.* (1962), 14–23.

334. LONGMAN, K. A. (1961). Factors affecting flower initiation in certain conifers. *Proc. Linn. Soc., Lond.*, **172**, 124–127.

335. LOOMIS, R. S. and TORREY, J. G. (1964). Chemical control of vascular cambium initiation in isolated radish roots. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, 52, 3–11.

336. LUCKWILL, L. C. (1959). Fruit growth in relation to internal and external chemical stimuli. In *Cell, Organism and Milieu*, RUDNICK, D., 223–251. *17th Symp. Dev. Growth*. Ronald Press, New York.

337. LYNDON, R. F. (1968). Changes in volume and cell number in the different regions of the shoot apex of *Pisum* during a single plastochron. *Ann. Bot., N.S.*, 32, 371–390.

338. LYNDON, R. F. (1970a). Rates of cell division in the shoot apical meristem of *Pisum*. *Ann. Bot., N.S.*, 34, 1–17.

339. LYNDON, R. F. (1970b). Planes of cell division and growth in the shoot apex of *Pisum*. *Ann. Bot., N.S.*, 34, 19–28.

340. LYNDON, R. F. (1970c). DNA, RNA and protein in the pea shoot apex in relation to leaf initiation. *J. exp. Bot.*, **21**, 286–291.

341. MACARTHUR, M. and WETMORE, R. H. (1939). Developmental studies in the apple fruit in the varieties McIntosh Red and Wagener. I. Vascular anatomy. *J. Pomol.*, **17**, 218–232.

342. MACARTHUR, M. and WETMORE, R. H. (1941). Developmental studies of the apple fruit in the varieties McIntosh Red and Wagener. II. An analysis of development. *Can. J. Res.*, C, 19, 371–382.

343. MACLEOD, A. M. (1969). The utilization of cereal seed reserves. *Sci. Prog., Oxf.*, 57, 99–112.
344. MAHESHWARI, P. (1950). *An Introduction to the Embryology of Angiosperms.* McGraw-Hill, New York.
345. MAKSYMOWYCH, R. (1959). Quantitative analysis of leaf development in *Xanthium pensylvanicum. Am. J. Bot.*, 46, 635–644.
346. MAKSYMOWYCH, R. (1963). Cell division and cell elongation in leaf development of *Xanthium pensylvanicum. Am. J. Bot.*, 50, 891–901.
347. MAKSYMOWYCH, R., BLUM, M. K. and DEVLIN, R. G. (1966). Autoradiographic studies of the synthesis of nuclear DNA in various tissues during leaf development of *Xanthium pensylvanicum. Devl Biol.*, 13, 250–265.
348. MAKSYMOWYCH, R. and ERICKSON, R. O. (1960). Development of the lamina in *Xanthium italicum* represented by the plastochron index. *Am. J. Bot.*, 47, 451–459.
349. MAKSYMOWYCH, R. and WOCHOK, Z. S. (1969). Activity of marginal and plate meristems during leaf development of *Xanthium pensylvanicum. Am. J. Bot.*, 56, 26–30.
350. MALLORY, T. E., CHIANG, S., CUTTER, E. G. and GIFFORD, E. M., Jr. (1970). Sequence and pattern of lateral root formation in five selected species. *Am. J. Bot.*, 57, 800–809.
351. MARTIN, F. S. (1969). Pollen analysis and the scanning microscope. In *Scanning Electron Microscopy/1969. Proc. 2nd annual Scanning Electron Microscope Symp.*, 89–103. Chicago, Illinois.
352. MARTIN, F. W. (1969). Compounds from the stigmas of ten species. *Am. J. Bot.*, 56, 1023–1027.
353. MARTIN, F. W. and ORTIZ, S. (1967). Anatomy of the stigma and style of sweet potato. *New Phytol.*, 66, 109–113.
354. MCCALLUM, W. B. (1902). On the nature of the stimulus causing the change of form and structure in *Proserpinaca palustris. Bot. Gaz.*, 34, 93–108.
355. MCCOMB, A. J. (1965). The control of elongation in *Callitriche* shoots by environment and gibberellic acid. *Ann. Bot., N.S.*, 29, 445–458.
356. MCCULLY, M. E. and DALE, H. M. (1961). Heterophylly in *Hippuris*, a problem in identification. *Can. J. Bot.*, 39, 1099–1116.
357. MELVILLE, R. and WRIGLEY, F. A. (1969). Fenestration in the leaves of *Monstera* and its bearing on the morphogenesis and colour patterns of leaves. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, 62, 1–16.
358. METCALFE, C. R. (1960). *Anatomy of the Monocotyledons.* I. *Gramineae.* Clarendon Press, Oxford.
359. METCALFE, C. R. (1963). Comparative anatomy as a modern botanical discipline. *Adv. bot. Res.*, 1, 101–147.
360. METCALFE, C. R. and CHALK, L. (1950). *Anatomy of the Dicotyledons.* Vols. I and II. Clarendon Press, Oxford.
361. MIKSCHE, J. P. and GREENWOOD, M. (1966). Quiescent centre of the primary root of *Glycine max. New Phytol.*, 65, 1–4.
362. MILLINGTON, W. F. (1963). Shoot tip abortion in *Ulmus americana. Am. J. Bot.*, 50, 371–378.
363. MILTHORPE, F. L. and NEWTON, P. (1963). Studies on the expansion of the leaf surface. III. The influence of radiation on cell division and leaf expansion. *J. exp. Bot.*, 14, 483–495.

364. MOHAN RAM, H. Y., RAM, M. and STEWARD, F. C. (1962). Growth and development of the banana plant. 3. A. The origin of the inflorescence and the development of the flowers. B. The structure and development of the fruit. *Ann. Bot., N.S.*, 26, 657–673.

365. MOREY, P. R. and CRONSHAW, J. (1966). Induced structural changes in cambial derivatives of *Ulmus americana*. *Protoplasma*, 62, 76–85.

366. MOREY, P. R. and CRONSHAW, J. (1968a). Developmental changes in the secondary xylem of *Acer rubrum* induced by various auxins and 2,3,5-tri-iodobenzoic acid. *Protoplasma*, 65, 287–313.

367. MOREY, P. R. and CRONSHAW, J. (1968b). Induction of tension wood by 2,4-dinitrophenol and auxins. *Protoplasma*, 65, 393–405.

367a. MOREY, P. R. and CRONSHAW, J. (1968c). Developmental changes in the secondary xylem of *Acer rubrum* induced by gibberellic acid, various auxins and 2,3,5-tri-iodobenzoic acid. *Protoplasma*, 65, 315–326.

368. MORLAND, N. (1960). *Science in Crime Detection*. Emerson Books, Inc., New York.

369. MORRE, D. J. (1968). Cell wall dissolution and enzyme secretion during leaf abscission. *Pl. Physiol., Lancaster*, 43, 1545–1559.

370. MOSELEY, M. F. (1961). Morphological studies of the Nymphaeaceae. II. The flower of *Nymphaea*. *Bot. Gaz.*, 122, 233–259.

371. MOSS, G. I. and HESLOP-HARRISON, J. (1967). A cytochemical study of DNA, RNA and protein in the developing maize anther. II. Observations. *Ann. Bot., N.S.*, 31, 555–572.

372. MURASHIGE, T. (1966). The deciduous behavior of a tropical plant, *Plumeria acuminata*. *Physiologia Pl.*, 19, 348–355.

373. MURASHIGE, T., NAKANO, R. and TUCKER, D. P. H. (1967). Histogenesis and rate of nuclear change in *Citrus limon* tissue *in vitro*. *Phytomorphology*, 17, 469–476.

374. NEČESANÝ, V. (1958). Effect of β-indoleacetic acid on the formation of reaction wood. *Phyton, B. Aires*, 11, 117–127.

375. NEGBI, M. and LANG, A. (1961). Studies on orientation of cell division in *Hyoscyamus niger*. *Am. J. Bot.*, 48, 529–530.

376. NELMES, B. J. and PRESTON, R. D. (1968). Wall development in apple fruits: a study of the life history of a parenchyma cell. *J. exp. Bot.*, 19, 496–518.

377. NEWMAN, I. V. (1956). Pattern in meristems of vascular plants. I. Cell partition in living apices and in the cambial zone in relation to the concepts of initial cells and apical cells. *Phytomorphology*, 6, 1–19.

378. NEWMAN, I. V. (1965). Pattern in the meristems of vascular plants. III. Pursuing the patterns in the apical meristem where no cell is a permanent cell. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, 59, 185–214.

379. NITSCH, C. (1968a). Induction *in vitro* de la floraison chez une plante de jours courts: *Plumbago indica* L. *Annls Sci. nat. (Bot.)*, Sér. 12, 9, 1–92.

380. NITSCH, C. (1968b). Effects of growth substances on the induction of flowering of a short-day plant *in vitro*. In *Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances*, WIGHTMAN, F. and SETTERFIELD, G., 1385–1398. Runge Press Ltd., Ottawa.

381. NITSCH, J. P. (1950). Growth and morphogenesis of the strawberry as related to auxin. *Am. J. Bot.*, 37, 211–215.

382. NITSCH, J. P. (1951). Growth and development *in vitro* of excised ovaries. *Am. J. Bot.*, 38, 566–577.

382a. NITSCH, J. P. (1969). Experimental androgenesis in *Nicotiana*. *Phytomorphology*, **19**, 389–404.

383. NITSCH, J. P. and NITSCH, C. (1969). Haploid plants from pollen grains. *Science, N.Y.*, **163**, 85–87.

384. NOUGARÈDE, A. (1965). Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires. In *Travaux Dédiés à Lucien Plantefol*, 171–340. Masson et Cie., Paris.

385. NOUGARÈDE, A. (1967). Experimental cytology of the shoot apical cells during vegetative growth and flowering. *Internat. Rev. Cytol.*, **21**, 203–351.

386. NOUGARÈDE, A. and BERNIER, G. (1964). The intermediate phase in photoperiodic and cold-requiring plants; its signification. In *Differentiation of Apical Meristems and Some Problems of Plants*, 25–28. Academia, Praha.

387. NOUGARÈDE, A., BRONCHART, R., BERNIER, G. and RONDET, P. (1964). Comportement du méristème apical du *Perilla nankinensis* (Lour.) Decne. en relation avec les conditions photopériodiques. *Revue gén. Bot.*, **61**, 205–238.

388. NOUGARÈDE, A., GIFFORD, E. M., Jr. and RONDET, P. (1965). Cytohistological studies of the apical meristem of *Amaranthus retroflexus* under various photoperiodic regimes. *Bot. Gaz.*, **126**, 281–298.

389. OBATON, M. (1960). Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d'Afrique occidentale. *Annls Sci. nat.* (*Bot.*), Sér. **12**, **1**, 1–220.

390. O'BRIEN, T. P., FEDER, N. and MCCULLY, M. E. (1965). Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue O. *Protoplasma*, **59**, 367–373.

391. OHKUMA, K., LYON, J. L., ADDICOTT, F. T. and SMITH, O. E. (1963). Abscisin II, an abscission-accelerating substance from young cotton fruit. *Science, N.Y.*, **142**, 1592–1593.

392. O'NEILL, T. B. (1961). Primary vascular organization of *Lupinus* shoot. *Bot. Gaz.*, **123**, 1–9.

393. PANT, D. D. and KIDWAI, P. F. (1968). Structure and ontogeny of stomata in some Caryophyllaceae. *J. Linn. Soc.* (*Bot.*), **60**, 309–314.

394. PATE, J. S. and GUNNING, B. E. S. (1969). Vascular transfer cells in angiosperm leaves. A taxonomic and morphological survey. *Protoplasma*, **68**, 135–156.

395. PAULET, P. (1965). Étude de la néoformation *in vitro* de bourgeons végétatifs et floreaux. *Revue gén. Bot.*, **72**, 697–792.

396. PECKET, R. C. (1957a). The initiation and development of lateral meristems in the pea root. I. The effect of young and of mature tissue. *J. exp. Bot.*, **8**, 172–180.

397. PECKET, R. C. (1957b). The initiation and development of lateral meristems in the pea root. II. The effect of indole-3-acetic acid. *J. exp. Bot.*, **8**, 181–194.

398. PELLEGRINI, O. (1957). Esperimenti chirurgici sul comportamento del meristema radicale di *Phaseolus vulgaris* L. *Delpinoa*, **10**, 187–199.

399. PETERSON, R. L. (1967). Differentiation and maturation of primary tissues in white mustard root tips. *Can. J. Bot.*, **45**, 319–331.

400. PHILIPSON, W. R. (1946). Studies in the development of the inflorescence. I. The capitulum of *Bellis perennis* L. *Ann. Bot., N.S.*, **10**, 257–270.

401. PHILIPSON, W. R. (1947a). Studies in the development of the inflorescence. II. The capitulum of *Succisa pratensis* Moench and *Dipsacus fullonum* L. *Ann. Bot.*, *N.S.*, **11**, 285–297.

402. PHILIPSON, W. R. (1947b). Studies in the development of the inflorescence. III. The thyrse of *Valeriana officinalis* L. *Ann. Bot.*, *N.S.*, **11**, 409–416.

403. PHILIPSON, W. R. (1948). Studies in the development of the inflorescence. IV. The capitula of *Hieracium boreale* Fries and *Dahlia gracilis* Ortg. *Ann. Bot.*, *N.S.*, **12**, 65–75.

404. PHILIPSON, W. R. (1949). The ontogeny of the shoot apex in dicotyledons. *Biol. Rev.*, **24**, 21–50.

405. PHILIPSON, W. R. and BALFOUR, E. E. (1963). Vascular patterns in dicotyledons. *Bot. Rev.*, **29**, 382–404.

406. PICKETT-HEAPS, J. D. and NORTHCOTE, D. H. (1966). Cell division in the formation of the stomatal complex of the young leaves of wheat. *J. Cell Sci.*, **1**, 121–128.

407. POLLOCK, E. G. and JENSEN, W. A. (1967). Ontogeny and cytochemistry of the chalazal proliferating cells of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic. *New Phytol.*, **66**, 413–417.

408. POPHAM, R. A. (1951). Principal types of vegetative shoot apex organization in vascular plants. *Ohio J. Sci.*, **51**, 249–270.

409. POPHAM, R. A. (1955). Levels of tissue differentiation in primary roots of *Pisum sativum*. *Am. J. Bot.*, **42**, 529–540.

410. POPHAM, R. A. (1966). *Laboratory Manual for Plant Anatomy*. C. V. Mosby Company, Saint Louis.

411. PRAY, T. R. (1955a). Foliar venation of angiosperms. II. Histogenesis of the venation of *Liriodendron*. *Am. J. Bot.*, **42**, 18–27.

412. PRAY, T. R. (1955b). Foliar venation of angiosperms. III. Pattern and histology of the venation of *Hosta*. *Am. J. Bot.*, **42**, 611–618.

413. PRAY, T. R. (1955c). Foliar venation of angiosperms. IV. Histogenesis of the venation of *Hosta*. *Am. J. Bot.*, **42**, 698–706.

414. PRAY, T. R. (1957). Marginal growth of leaves of monocotyledons: *Hosta*, *Maranta* and *Philodendron*. *Phytomorphology*, **7**, 381–387.

415. PRIESTLEY, J. H. and SWINGLE, C. F. (1929). Vegetative propagation from the standpoint of plant anatomy. *U.S.D.A. Tech. Bull.*, **151**.

416. PRITCHARD, H. N. (1964). A cytochemical study of embryo development in *Stellaria media*. *Am. J. Bot.*, **51**, 472–479.

417. PURI, V. (1952). Placentation in angiosperms. *Bot. Rev.*, **18**, 603–651.

418. RAGHAVAN, V. (1966). Nutrition, growth and morphogenesis of plant embryos. *Biol. Rev.*, **41**, 1–58.

419. RAJU, M. V. S. (1969). Development of floral organs in the sites of leaf primordia in *Pinguicula vulgaris*. *Am. J. Bot.*, **56**, 507–514.

420. RAJU, M. V. S., STEEVES, T. A. and NAYLOR, J. M. (1964). Developmental studies on *Euphorbia esula* L.: apices of long and short roots. *Can. J. Bot.*, **42**, 1615–1628.

421. RAMJI, M. V. (1967). Morphology and ontogeny of the foliar venation of *Calophyllum inophyllum* L. *Aust. J. Bot.*, **15**, 437–443.

422. REINHARD, E. (1956). Ein Vergleich zwischen diarchen und triarchen Wurzeln von *Sinapis alba*. *Z. Bot.*, **44**, 505–514.

423. RICHARDS, F. J. (1948). The geometry of phyllotaxis and its origin. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **2**, 217–245.

424. RIJVEN, A. H. G. C. (1952). *In vitro* studies of the embryo of *Capsella bursa-pastoris*. *Acta bot. neerl.*, 1, 157–200.
425. RIOPEL, J. L. (1964). Studies on the origin and potentiality of lateral root meristems. *A.S.B. Bull.*, 11, 54.
426. RIOPEL, J. L. (1966). The distribution of lateral roots in *Musa acuminata* 'Gros Michel'. *Am. J. Bot.*, 53, 403–407.
427. RIOPEL, J. L. (1969). Regulation of lateral root positions. *Bot. Gaz.*, 130, 80–83.
428. RIOPEL, J. L. and STEEVES, T. A. (1964). Studies on the roots of *Musa acuminata* cv. Gros Michel. I. The anatomy and development of main roots. *Ann. Bot.*, *N.S.*, 28, 475–490.
429. ROBARDS, A. W. (1965). Tension wood and eccentric growth in crack willow (*Salix fragilis* L.). *Ann. Bot.*, *N.S.*, 29, 419–431.
430. ROBERTS, E. H. (1964a). The distribution of oxidation-reduction enzymes and effects of respiratory inhibitors and oxidising agents on dormancy in rice seed. *Physiologia Pl.*, 17, 14–29.
431. ROBERTS, E. H. (1964b). A survey of the effects of chemical treatments on dormancy in rice seed. *Physiologia Pl.*, 17, 30–43.
432. ROSADO-ALBERIO, J., WEIER, T. E. and STOCKING, C. R. (1968). Continuity of the chloroplast membrane systems in *Zea mays* L. *Pl. Physiol.*, *Lancaster*, 43, 1325–1331.
432a. ROSEN, W. G. and THOMAS, H. R. (1970). Secretory cells of lily pistils. I. *Am. J. Bot.*, 57, 1108–1114.
433. ROSSO, S. W. (1968). The ultrastructure of chromoplast development in red tomatoes. *J. Ultrastruct. Res.*, 25, 307–322.
434. SABLON, LECLERC DU (1885). Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères. *Annls Sci. nat.* (*Bot.*), Sér. 7, 1, 97–134.
435. SACHS, R. M. (1965). Stem elongation. *A. Rev. Pl. Physiol.*, 16, 73–96.
436. SACHS, R. M. (1968). Control of intercalary growth in the scape of *Gerbera* by auxin and gibberellic acid. *Am. J. Bot.*, 55, 62–68.
437. SACHS, R. M., BRETZ, C. F. and LANG, A. (1959). Shoot histogenesis: the early effects of gibberellin upon stem elongation in two rosette plants. *Am. J. Bot.*, 46, 376–384.
438. SACHS, R. M. and LANG, A. (1959). Shoot histogenesis and the subapical meristem: the action of gibberellic acid, Amo-1618, and maleic hydrazide. In *Plant Growth Regulation*, 567–578. Iowa State Univ. Press.
439. SACHS, R. M., LANG, A., BRETZ, C. F. and ROACH, J. (1960). Shoot histogenesis: subapical meristematic activity in a caulescent plant and the action of gibberellic acid and Amo-1618. *Am. J. Bot.*, 47, 260–266.
440. SACHS, T. (1968a). The role of the root in the induction of xylem differentiation in peas. *Ann. Bot.*, *N.S.*, 32, 391–399.
441. SACHS, T. (1968b). On the determination of the pattern of vascular tissue in peas. *Ann. Bot.*, *N.S.*, 32, 781–790.
442. SACHS, T. (1969). Polarity and the induction of organized vascular tissues. *Ann. Bot.*, *N.S.*, 33, 263–275.
443. SALISBURY, F. B. (1963). *The Flowering Process*. Pergamon Press, Oxford.
444. SALISBURY, F. B. (1969). *Xanthium strumarium* L. In *The Induction of Flowering*, EVANS, L. T., 14–61. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.
445. SANIO, C. (1864). Notiz über Verdickung des Hölzkorpers auf der Markseite bei *Tecoma radicans*. *Bot. Ztg*, 22, 61.

446. SATINA, S. (1959). Chimeras. In *Blakeslee: the Genus Datura*, AVERY, A. G., SATINA, S. and RIETSEMA, J., 132–151. Ronald Press Co., New York.

447. SATINA, S., BLAKESLEE, A. F. and AVERY, A. G. (1940). Demonstration of the three germ layers in the shoot apex of *Datura* by means of induced polyploidy in periclinal chimeras. *Am. J. Bot.*, **27**, 895–905.

448. SAUTER, J. J. (1969). Autoradiographische Untersuchungen zur RNS- und Proteinsynthese in Pollenmutterzellen, jungen Pollen und Tapetumzellen während der Mikrosporogenese von *Paeonia tenuifolia* L. *Z. PflPhysiol.*, **61**, 1–19.

449. SAUTER, J. J. and MARQUARDT, H. (1967). Die Rolle des Nukleohistons bei der RNS- und Proteinsynthese während der Mikrosporogenese von *Paeonia tenuifolia* L. *Z. PflPhysiol.*, **58**, 126–137.

450. SCHENCK, F. (1893). *Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen.* Vol. II. *Beiträge zur Anatomie der Lianen.* Gustav Fischer, Jena.

451. SCHMIDT, A. (1924). Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. *Bot. Arch.*, **8**, 345–404.

452. SCHMIDT, B. L. and MILLINGTON, W. F. (1968). Regulation of leaf shape in *Proserpinaca palustris. Bull. Torrey bot. Club*, **95**, 264–286.

453. SCHNEIDER, H. (1968). The anatomy of *Citrus*. In *The Citrus Industry*, II. REUTHER, W., BATCHELOR, L. D., and WEBBER, H. J., 1–85. Univ. California, Div. Agri. Sci.

454. SCHÜEPP, O. (1917). Untersuchungen über Wachstum und Formwechsel von Vegetationspunkten. *Jb. wiss. Bot.*, **57**, 17–79.

455. SCHULZ, R. and JENSEN, W. A. (1968a). *Capsella* embryogenesis: the synergids before and after fertilization. *Am. J. Bot.*, **55**, 541–552.

456. SCHULZ, R. and JENSEN, W. A. (1968b). *Capsella* embryogenesis: the egg, zygote, and young embryo. *Am. J. Bot.*, **55**, 807–819.

457. SCHULZ, R. and JENSEN, W. A. (1968c). *Capsella* embryogenesis: the early embryo. *J. Ultrastruct. Res.*, **22**, 376–392.

458. SCHULZ, P. and JENSEN, W. A. (1969). *Capsella* embryogenesis: the suspensor and the basal cell. *Protoplasma*, **67**, 139–163.

459. SCHWABE, W. W. (1959). Some effects of environment and hormone treatment on reproductive morphogenesis in the Chrysanthemum. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, **56**, 254–261.

460. SCOTT, P. C., MILLER, L. W., WEBSTER, B. D. and LEOPOLD, A. C. (1967). Structural changes during bean leaf abscission. *Am. J. Bot.*, **54**, 730–734.

461. SCURFIELD, G. (1964). The nature of reaction wood. IX. Anomalous cases of reaction anatomy. *Aust. J. Bot.*, **12**, 173–184.

462. SCURFIELD, G. and WARDROP, A. B. (1963). The nature of reaction wood. VII. Lignification in reaction wood. *Aust. J. Bot.*, **11**, 107–116.

463. SEN, S. (1968). An induced mutant of *Corchorus olitorius* L. with enhanced abscission rate. *Ann. Bot., N.S.*, **32**, 863–866.

464. SEXTON, R. and SUTCLIFFE, J. F. (1969). The distribution of β-glycerophosphatase in young roots of *Pisum sativum* L. *Ann. Bot., N.S.*, **33**, 407–419.

465. SHARMAN, B. C. and HITCH, P. A. (1967). Initiation of procambial strands in leaf primordia of bread wheat, *Triticum aestivum* L. *Ann. Bot., N.S.*, **31**, 229–243.

466. SHUSHAN, S. and JOHNSON, M. A. (1955). The shoot apex and leaf of *Dianthus caryophyllus* L. *Bull. Torrey bot. Club*, **82**, 266–283.

467. SIMON, E. W. (1967). Types of leaf senescence. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **21**, 215–230.
468. SIMS, W. L. and GLEDHILL, B. L. (1969). Ethrel effects on sex expression, and growth development in pickling cucumbers. *Calif. Agric.*, **23**, **2**, 4–6.
469. SINNOTT, E. W. (1936). A developmental analysis of inherited shape differences in cucurbit fruits. *Am. Nat.*, **70**, 245–254.
470. SINNOTT, E. W. (1939). A developmental analysis of the relation between cell size and fruit size in cucurbits. *Am. J. Bot.*, 26, 179–189.
471. SINNOTT, E. W. (1944). Cell polarity and the development of form in cucurbit fruits. *Am. J. Bot.*, **31**, 388–391.
472. SINNOTT, E. W. (1945). The relation of growth to size in cucurbit fruits. *Am. J. Bot.*, **32**, 439–446.
473. SINNOTT, E. W. (1963). *The Problem of Organic Form.* Yale University Press, New Haven.
474. SLACK, C. R. and HATCH, M. D. (1967). Comparative studies on the activity of carboxylases and other enzymes in relation to the new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in tropical grasses. *Biochem. J.*, **103**, 660–665.
475. SLADE, B. F. (1957). Leaf development in relation to venation as shown in *Cercis siliquastrum* L., *Prunus serrulata* Lindl. and *Acer pseudoplatanus* L. *New Phytol.*, 56, 281–300.
476. SMITH, D. L. (1966). Development of the inflorescence in *Carex. Ann. Bot., N.S.*, **30**, 475–486.
477. SMITH, D. L. (1967). The experimental control of inflorescence development in *Carex. Ann. Bot., N.S.*, **31**, 19–30.
478. SMITH, D. L. (1969). The role of leaves and roots in the control of inflorescence development in *Carex. Ann. Bot., N.S.*, 33, 505–514.
479. SMITH, O.E. (1969). Changes in abscission-accelerating substances with development of cotton fruit. *New Phytol.*, 68, 313–322.
479a. SNOW, M. (1951). Experiments on spirodistichous shoot apices. I. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 235, 131–162.
480. SNOW, M. and SNOW, R. (1933). Experiments on phyllotaxis. II. The effect of displacing a primordium. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **222**, 353–400.
481. SNOW, M. and SNOW, R. (1942). The determination of axillary buds. *New Phytol.*, **41**, 13–22.
482. SNOW, M. and SNOW, R. (1947). On the determination of leaves. *New Phytol.*, 46, 5–19.
483. SNOW, R. (1935). Activation of cambial growth by pure hormones. *New Phytol.*, 34, 347–360.
483a. SNOW, R. (1954). Phyllotaxis of flowering teasels. *New Phytol.*, 53, 99–107.
483b. SNOW, R. (1955). Problems of phyllotaxis and leaf determination. *Endeavour*, 14, 190–199.
484. SÖDING, H. (1926). Über den Einfluss der junge Infloreszenz auf das Wachstum ihres Schaftes. *Jb. wiss. Bot.*, 65, 611–635.
485. SOETIARTO, S. R. and BALL, E. (1969a). Ontogenetical and experimental studies of the floral apex of *Portulaca grandiflora*. 1. Histology of transformation of the shoot apex into the floral apex. *Can. J. Bot.*, 47, 133–140.

486. SOETIARTO, S. R. and BALL, E. (1969b). Ontogenetical and experimental studies of the floral apex of *Portulaca grandiflora*. 2. Bisection of the meristem in successive stages. *Can. J. Bot.*, 47, 1067–1076.

487. SOLEREDER, H. and MEYER, F. J. (1928). *Systematische Anatomie der Monokotyledonen*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.

488. SOROKIN, H. P., MATHUR, S. N. and THIMANN, K. V. (1962). The effects of auxins and kinetin on xylem differentiation in the pea epicotyl. *Am. J. Bot.*, 49, 444–454.

489. SOUÈGES, R. (1919). Les premières divisions de l'oeuf et les différenciations du suspenseur chez le *Capsella bursa-pastoris* Moench. *Annls Sci. nat., Bot.*, Sér. **10**, **1**, 1–28.

490. SOUÈGES, R. (1938–51). *Embryogénie et Classification*. Hermann & Cie., Paris.

491. SPICHINGER, J. U. (1969). Isolation und Charakterisierung von Sphärosomen und Glyoxisomen aus Tabakendosperm. *Planta*, 89, 56–75.

492. SRIVASTAVA, L. M. (1966). On the fine structure of the cambium of *Fraxinus americana* L. *J. Cell Biol.*, **31**, 79–93.

493. STEEVES, T. A., HICKS, M. A., NAYLOR, J. M. and RENNIE, P. (1969). Analytical studies on the shoot apex of *Helianthus annuus*. *Can. J. Bot.*, 47, 1367–1375.

494. STERLING, C. (1945). Growth and vascular development in the shoot apex of *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl. II. Vascular development in relation to phyllotaxis. *Am. J. Bot.*, 32, 380–386.

495. STEVENSON, G. (1970). *The Biology of Fungi, Bacteria and Viruses*. 2nd edition. Edward Arnold, London.

496. STREET, H. E. and MCGREGOR, S. M. (1952). The carbohydrate nutrition of tomato roots. III. The effects of external sucrose concentration on the growth and anatomy of excised roots. *Ann. Bot., N.S.*, **16**, 185–205.

497. STREET, H. E. and ÖPIK, H. (1970). *The Physiology of Flowering Plants: Their Growth and Development*. Edward Arnold, London.

498. SUNDERLAND, N. (1960). Cell division and expansion in the growth of the leaf. *J. exp. Bot.*, **11**, 68–80.

499. SUSSEX, I. M. and CLUTTER, M. E. (1960). A study of the effect of externally supplied sucrose on the morphology of excised fern leaves *in vitro*. *Phytomorphology*, **10**, 87–99.

500. TEPFER, S. S. (1953). Floral anatomy and ontogeny in *Aquilegia formosa* var. *truncata* and *Ranunculus repens*. *Univ. Calif. Publs Bot.*, 25, 513–648.

501. TEPFER, S. S. and CHESSIN, M. (1959). Effects of tobacco mosaic virus on early leaf development in tobacco. *Am. J. Bot.*, 46, 496–509.

502. TEPFER, S. S., GREYSON, R. I., CRAIG, W. R., and HINDMAN, G. L. (1963). *In vitro* culture of floral buds of *Aquilegia*. *Am. J. Bot.*, 50, 1035–1045.

503. TEPFER, S. S., KARPOFF, A. J. and GREYSON, R. I. (1966). Effects of growth substances on excised floral buds of *Aquilegia*. *Am. J. Bot.*, 53, 148–157.

504. TETLEY, M. (1930). A study of the anatomical development of the apple and some observations on the 'pectic constituents' of the cell walls. *J. Pomol.*, 8, 153–172.

505. THIMANN, K. V. (1957). Discussion in: Decennial review conference on tissue culture. *J. natn. Cancer Inst.*, 19, 660.

506. THODAY, D. (1939). The interpretation of plant structure. *Adv. Sci.*, **1**, 84–104.
507. THOMAS, R. G. (1963). Floral induction and the stimulation of cell division in *Xanthium*. *Science, N.Y.*, **140**, 54–56.
508. THOMPSON, J. and CLOWES, F. A. L. (1968). The quiescent centre and rates of mitosis in the root meristem of *Allium sativum*. *Ann. Bot., N.S.*, **32**, 1–13.
509. THOMSON, B. F. and MILLER, P. M. (1962). The role of light in histogenesis and differentiation in the shoot of *Pisum sativum*. I. The apical region. *Am. J. Bot.*, **49**, 303–310.
510. TOMLINSON, P. B. (1961). *Anatomy of the Monocotyledons*. II. *Palmae*. Clarendon Press, Oxford.
511. TOMLINSON, P. B. (1964). Stem structure in arborescent monocotyledons. In *The Formation of Wood in Forest Trees*, ZIMMERMANN, M. H., 65–86. Academic Press, New York.
512. TOMLINSON, P. B. and MOORE, H. E., Jr. (1968). Inflorescence in *Nannorrhops ritchiana* (Palmae). *J. Arnold Arbor.*, **49**, 16–34.
513. TOMLINSON, P. B. and ZIMMERMANN, M. H. (1966a). Vascular bundles in palm stems—their bibliographic evolution. *Proc. Am. phil. Soc.*, **110**, 174–181.
514. TOMLINSON, P. B. and ZIMMERMANN, M. H. (1966b). Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*. III. Juvenile phase. *J. Arnold Arbor.*, **47**, 301–312.
515. TOMLINSON, P. B. and ZIMMERMANN, M. H. (1967). The 'wood' of monocotyledons. *Bull. int. Ass. Wood Anat.*, 1967/2, 4–24.
516. TOMLINSON, P. B. and ZIMMERMANN, M. H. (1969). Vascular anatomy of monocotyledons with secondary growth—an introduction. *J. Arnold Arbor.*, **50**, 159–179.
517. TORREY, J. G. (1955). On the determination of vascular patterns during tissue differentiation in excised pea roots. *Am. J. Bot.*, **42**, 183–198.
518. TORREY, J. G. (1957). Auxin control of vascular pattern formation in regenerating pea root meristems grown *in vitro*. *Am. J. Bot.*, **44**, 859–870.
519. TORREY, J. G. (1961). The initiation of lateral roots. In *Recent Advances in Botany*, 808–812. Univ. Toronto Press.
520. TORREY, J. G. (1963). Cellular patterns in developing roots. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **17**, 285–314.
521. TORREY, J. G. (1965). Physiological bases of organization and development in the root. *Handb. PflPhysiol.*, **15**, 1, 1256–1327.
522. TORREY, J. G. and LOOMIS, R. S. (1967a). Auxin-cytokinin control of secondary vascular tissue formation in isolated roots of *Raphanus*. *Am. J. Bot.*, **54**, 1098–1106.
522a. TORREY, J. G. and LOOMIS, R. S. (1967b). Ontogenetic studies of vascular cambium formation in excised roots of *Raphanus sativus* L. *Phytomorphology*, **17**, 401–409.
523. TROMP, J. (1968). Flower-bud formation and shoot growth in apple as affected by shoot orientation. *Acta bot. neerl.*, **17**, 212–220.
524. TUCKER, S. C. (1959). Ontogeny of the inflorescence and the flower in *Drimys winteri* var. *chilensis*. *Univ. Calif. Publs Bot.*, **30**, 257–336.
525. TUCKER, S. C. (1966). The gynoecial vascular supply in *Caltha*. *Phytomorphology*, **16**, 339–342.
526. TUCKER, S. C. (1968). Meristem, determinate. In *McGraw-Hill Yearbook of Science and Technology* (1968), 250–253. McGraw-Hill, New York.

527. TUCKER, S. C. and GIFFORD, E. M., Jr. (1964). Carpel vascularization of *Drimys lanceolata*. *Phytomorphology*, **14**, 197–203.

528. TUCKER, S. C. and GIFFORD, E. M., Jr. (1966a). Organogenesis in the carpellate flower of *Drimys lanceolata*. *Am. J. Bot.*, **53**, 433–442.

529. TUCKER, S. C. and GIFFORD, E. M., Jr. (1966b). Carpel development in *Drimys lanceolata*. *Am. J. Bot.*, **53**, 671–678.

530. TUKEY, H. B. and YOUNG, J. O. (1939). Histological study of the developing fruit of the sour cherry. *Bot. Gaz.*, **100**, 723–749.

531. TUKEY, H. B. and YOUNG, J. O. (1942). Gross morphology and histology of developing fruit of the apple. *Bot. Gaz.*, **104**, 3–25.

532. TURING, A. M. (1952). The chemical basis of morphogenesis. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **237**, 37–72.

533. VAN FLEET, D. S. (1950). A comparison of histochemical and anatomical characteristics of the hypodermis with the endodermis in vascular plants. *Am. J. Bot.*, **37**, 721–725.

534. VAN FLEET, D. S. (1961). Histochemistry and function of the endodermis. *Bot. Rev.*, **27**, 165–220.

534a. VAN ITERSON, G. (1907). Mathematische und mikroskopische-anatomische Studien über Blattstellungen. Fischer, Jena.

535. VAN OVERBEEK, J. and CRUZADO, H. J. (1948). Flower formation in the pineapple plant by geotropic stimulation. *Am. J. Bot.*, **35**, 410–412.

536. VARNER, J. E. and RAM CHANDRA, G. (1964). Hormonal control of enzyme synthesis in barley endosperm. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **52**, 100–106.

537. VASIL, I. K. (1967). Physiology and cytology of anther development. *Biol. Rev.*, **42**, 327–373.

538. VAUGHAN, J. G. (1956). The seed coat structure of *Brassica integrifolia* (West) O. E. Schulz var. *carinata* (A. Br.). *Phytomorphology*, **6**, 363–367.

539. VAUGHAN, J. G. (1959). The testa of some *Brassica* seeds of oriental origin. *Phytomorphology*, **9**, 107–110.

540. VAUGHAN, J. G. (1968). Seed anatomy and taxonomy. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, **179**, 251–255.

541. WAISEL, Y. and FAHN, A. (1965). The effects of environment on wood formation and cambial activity in *Robinia pseudacacia* L. *New Phytol.*, **64**, 436–442.

542. WAISEL, Y., LIPHSCHITZ, N. and ARZEE, T. (1967). Phellogen activity in *Robinia pseudacacia* L. *New Phytol.*, **66**, 331–335.

543. WAISEL, Y., NOAH, I. and FAHN, A. (1966). Cambial activity in *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. II. The production of phloem and xylem elements. *New Phytol.*, **65**, 319–324.

544. WALLENSTEIN, A. and ALBERT, L. S. (1963). Plant morphology: its control in *Proserpinaca* by photoperiod, temperature and gibberellic acid. *Science, N.Y.*, **140**, 998–1000.

545. WARDLAW, C. W. (1928). Size in relation to internal morphology. 3. The vascular system of roots. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **56**, 19–55.

546. WARDLAW, C. W. (1943). Experimental and analytical studies of pteridophytes. I. Preliminary observations on the development of buds on the rhizome of the ostrich fern (*Matteuccia struthiopteris* Tod.). *Ann. Bot., N.S.*, **7**, 171–184.

547. WARDLAW, C. W. (1944). Experimental and analytical studies of pteridophytes. III. Stelar morphology: the initial differentiation of vascular tissue. *Ann. Bot., N.S.*, **8**, 173–188.

548. WARDLAW, C. W. (1947). Experimental investigations of the shoot apex of *Dryopteris aristata* Druce. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **232**, 343–384.
549. WARDLAW, C. W. (1949). Experimental and analytical studies of pteridophytes. XIV. Leaf formation and phyllotaxis in *Dryopteris aristata* Druce. *Ann. Bot., N.S.*, **13**, 163–198.
550. WARDLAW, C. W. (1950). The comparative investigation of apices of vascular plants by experimental methods. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, **234**, 583–604.
551. WARDLAW, C. W. (1952). The effect of isolating the apical meristem in *Echinopsis, Nuphar, Gunnera* and *Phaseolus*. *Phytomorphology*, **2**, 240–242.
552. WARDLAW, C. W. (1953). Comparative observations on the shoot apices of vascular plants. *New Phytol.*, **52**, 195–209.
553. WARDLAW, C. W. (1955). *Embryogenesis in Plants*. Methuen, London.
554. WARDLAW, C. W. (1956). Experimental and analytical studies of pteridophytes. XXXII. Further investigations on the effect of undercutting fern leaf primordia. *Ann. Bot., N.S.*, **20**, 121–132.
555. WARDLAW, C. W. (1957a). The reactivity of the apical meristem as ascertained by cytological and other techniques. *New Phytol.*, **56**, 221–229.
556. WARDLAW, C. W. (1957b). Experimental and analytical studies of pteridophytes. XXXVII. A note on the inception of microphylls. *Ann. Bot., N.S.*, **21**, 427–437.
557. WARDLAW, C. W. (1961). Growth and development of the inflorescence and flower. In *Growth in Living Systems*, ZARROW, M. X., 491-523. Basic Books, Inc., New York.
558. WARDLAW, C. W. (1965a). *Organization and Evolution in Plants*. Longmans, London.
559. WARDLAW, C. W. (1965b). Physiology of embryonic development in cormophytes. *Handb. PflPhysiol.*, **15**, I, 844–965.
560. WARDLAW, C. W. (1965c). The organization of the shoot apex. *Handb. PflPhysiol.*, **15**, I, 966–1076.
561. WARDLAW, C. W. (1968). *Morphogenesis in Plants*. Methuen, London.
562. WARDROP, A. B. (1964). The reaction anatomy of arborescent angiosperms. In *The Formation of Wood in Forest Trees*, ZIMMERMANN, M. H., 405–456. Academic Press, New York.
563. WARDROP, A. B. (1965). The formation and function of reaction wood. In *Cellular Ultrastructure of Woody Plants*, CÔTÉ, W. A., Jr., 371–390. Syracuse University Press.
564. WARDROP, A. B. and DAVIES, G. W. (1964). The nature of reaction wood. VIII. The structure and differentiation of compression wood. *Aust. J. Bot.*, **12**, 24–38.
565. WAREING, P. F. (1956). Photoperiodism in woody plants. *A. Rev. Pl. Physiol.*, **7**, 191–214.
566. WAREING, P. F. (1958). Interaction between indoleacetic acid and gibberellic acid in cambial activity. *Nature, Lond.*, **181**, 1744–1745.
567. WAREING, P. F. (1969). Germination and dormancy. In *The Physiology of Plant Growth and Development*, WILKINS, M. B., 605–644. McGraw-Hill, London.
568. WAREING, P. F., HANNEY, C. E. A. and DIGBY, J. (1964). The role of endogenous hormones in cambial activity and xylem differentiation. In

The Formation of Wood in Forest Trees, ZIMMERMANN, M. H., 323–344. Academic Press, New York.

569. WAREING, P. F. and NASR, T. (1958). Gravimorphism in trees. Effects of gravity on growth, apical dominance and flowering in fruit trees. *Nature, Lond.*, **182**, 379–380.
570. WAREING, P. F. and ROBERTS, D. L. (1956). Photoperiodic control of cambial activity in *Robinia pseudacacia* L. *New Phytol.*, **55**, 356–366.
571. WAREING, P. F. and SETH, A. K. (1967). Ageing and senescence in the whole plant. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **21**, 543–558.
572. WARREN WILSON, J. and WARREN WILSON, P. M. (1961). The position of regenerating cambia—a new hypothesis. *New Phytol.*, **60**, 63–73.
573. WARREN WILSON, P. M. and WARREN WILSON, J. (1961). Cambium formation in wounded Solanaceous stems. *Ann. Bot., N.S.*, **25**, 104–115.
574. WARREN WILSON, P. M. and WARREN WILSON, J. (1963). Cambial regeneration in approach grafts between petioles and stems. *Aust. J. biol. Sci.*, **16**, 6–18.
575. WEBSTER, B. D. (1968). Anatomical aspects of abscission. *Pl. Physiol., Lancaster*, **43**, 1512–1544.
576. WEBSTER, B. D. (1969). Abscission. In *McGraw-Hill Yearbook of Science and Technology*, 1969, 85–88. McGraw-Hill, New York.
577. WEISS, C. and VAADIA, Y. (1965). Kinetin-like activity in root apices of sunflower plants. *Life Sci.*, **4**, 1323–1326.
578. WETMORE, R. H. and GARRISON, R. (1966). The morphological ontogeny of the leafy shoot. In *Trends in Plant Morphogenesis*, CUTTER, E. G., *et al.*, 187–199. Longmans, London.
579. WETMORE, R. H., GIFFORD, E. M., Jr. and GREEN, M. C. (1959). Development of vegetative and floral buds. In *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals*, WITHROW, R. B., 255–273.
580. WETMORE, R. H. and RIER, J. P. (1963). Experimental induction of vascular tissues in callus of angiosperms. *Am. J. Bot.*, **50**, 418–430.
581. WHALEY, W. G. and WHALEY, C. Y. (1942). A developmental analysis of inherited leaf patterns in *Tropaeolum*. *Am. J. Bot.*, **29**, 195–200.
582. WHITMORE, T. C. (1962). Studies in systematic bark morphology. II. General features of bark construction in Dipterocarpaceae. *New Phytol.*, **61**, 208–220.
583. WHITMORE, T. C. (1963). Studies in systematic bark morphology. IV. The bark of beech, oak and sweet chestnut. *New Phytol.*, **62**, 161–169.
584. WREN, M. J. and HANNAY, J. W. (1963). Ageing in roots of groundsel (*Senecio vulgaris*, L.). I. The root system of seedlings cultured aseptically in darkness. *New Phytol.*, **62**, 249–256.
585. WYLIE, R. B. (1951). Principles of foliar organization shown by sun–shade leaves from ten species of deciduous dicotyledonous trees. *Am. J. Bot.*, **38**, 355–361.
586. YOUNG, B. S. (1954). The effects of leaf primordia on differentiation in the stem. *New Phytol.*, **53**, 445–460.
587. ZEEVAART, J. A. D. (1969). *Perilla*. In *The Induction of Flowering*, EVANS L. T., 116–155. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.
588. ZIMMERMANN, M. H. and TOMLINSON, P. B. (1969). The vascular system in the axis of *Dracaena fragrans* (Agavaceae). I. Distribution and development of primary strands. *J. Arnold Arbor.*, **50**, 370–383.
589. ZIMMERMANN, M. H., WARDROP, A. B. and TOMLINSON, P. B. (1968). Tension wood in aerial roots of *Ficus benjamina* L. *Wood Sci. Technol.*, **2**, 95–104.

يُعنى هذا
بخاصة كيف
الكتاب بالع
الجذر، الس
الفواكه وال

الثمن : 7 دينار ليبي